



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias

Papel funcional del tiburón ballena (*Rhincodon typus*) en el área de Holbox, Quintana Roo, México: funcionamiento trófico, simulaciones dinámicas y resiliencia ecosistémica

**Tesis
para obtener el grado**

**Maestro en Ciencias en Biosistemática y Manejo
de Recursos Naturales y Agrícolas**

Presenta

Biól. Esmeralda Citlali Ibarra García

Director

Dr. Fabián Alejandro Rodríguez Zaragoza

Co-Director

Dr. Marco Antonio Ortiz Hinojosa



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias

Papel funcional del tiburón ballena (*Rhincodon typus*) en el área de Holbox, Quintana Roo, México: funcionamiento trófico, simulaciones dinámicas y resiliencia ecosistémica.

Por

Biol. Esmeralda Citlali Ibarra García

Maestría en Ciencias en Biosistemática y Manejo de Recursos Naturales y Agrícolas

Aprobado por:

Dr. Fabián Rodríguez Zaragoza
Director de Tesis e integrante del jurado

8/enero/2015

Fecha

Dr. Marco Antonio Ortiz Hinojosa
Co-Director de tesis e integrante del jurado

8/enero/2015

Fecha

Dr. Eduardo Ríos Jara
Asesor del Comité Particular e integrante del jurado

8 Enero 2015

Fecha

Dr. Amílcar Leví Cúpul Magaña
Asesor del Comité Particular e integrante del jurado

8/enero/2015

Fecha

Dr. Ernesto López Uriarte
Asesor del Comité Particular e integrante del jurado

8 Enero 2015

Fecha

DEDICATORIA

Esta importante etapa de mi vida está dedicada a mis pilares fundamentales:

A mi madre Rosalba Ibarra García, por enseñarme siempre a salir adelante y que nada es imposible si eres perseverante.

A mis hermanos Netzahualcóyotl Cesar Cruz Ibarra y Rosa del Carmen Ibarra García, por su apoyo incondicional a pesar de las adversidades y por ser cómplices en mis locuras.

A Ignacio Patricio Cáceres Salazar por ser mi compañero de aventuras y mi otra mitad intelectual.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue posible gracias a la colaboración de muchas personas. De manera especial a mi Director el Dr. Fabián Alejandro Rodríguez Zaragoza y a mi Co-Director Dr. Marco A. Ortiz Hinojosa, por su gran capacidad de enseñanza y apoyo en momentos difíciles.

A mis sinodales: Dr. Eduardo Ríos, Dr. Amílcar Cupul y Dr. Ernesto Uriarte, por sus comentarios y sugerencias para mejorar la elaboración de este trabajo. A la Dra. Patricia Zarazúa Coordinadora del posgrado BIMARENA, y a la Universidad de Guadalajara por ser mi casa de formación profesional y por los apoyos otorgados para realizar este trabajo. De igual forma al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada.

A todo el personal de la CONANP en el Parque Nacional Isla Contoy. De manera particular al Director Francisco Remolina por las facilidades para la realización de este trabajo, y a los prestadores de servicios turísticos Alberto Eduardo Coral Santana y Fose Francisco Betancourt Sabatini por estarme manteniendo al tanto de los cambios en el turismo y las pesquerías del área de estudio.

A la SAGARPA, en especial al Biol. Cristian Díaz por apoyarme mandándome la información necesaria de desembarques pesqueros del caribe.

A mis compañeros de oficina Leopoldo, Ceci, Dulce, Irvin, Gustavo, Norma, Joycie, Fátima y Perla por siempre estar haciendo el trabajo más ameno.

Finalmente a mi familia a mi mama Rosalba y mis hermanos Netza y Rosa por ayudarme a llegar a todas mis metas y contribuir a mi formación profesional y personal. Y a mi novio Ignacio por ser un apoyo más en mi vida.

CONTENIDO

ÍNDICE

RESUMEN.....	III
ABSTRACT.....	IV
LISTA DE FIGURAS.....	V
LISTA DE CUADROS.....	VI
LISTA DE APÉNDICES.....	VII
1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. HIPÓTESIS.....	4
3. OBJETIVOS.....	4
4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	5
4.1 Área de estudio.....	5
4.2 Ecopath con <i>Ecosim</i>	7
4.3 Diseño del modelo.....	8
4.4 Balance del modelo.....	9
4.7 Simulaciones dinámicas.....	9
5. RESULTADOS.....	11
5.1 Estructura trófica de Holbox, Quintana Roo.....	11
5.2 Papel funcional de <i>Rhincodon typus</i>	16
6. DISCUSION.....	21
7. CONCLUSIONES.....	29
8. LITERATURA CITADA.....	31

RESUMEN

Actualmente las agregaciones más grandes del mundo de tiburón ballena (*Rhincodon typus*) se observan desde Holbox hasta las cercanías de Isla Contoy en la región del norte del Caribe mexicano. Este evento coincide con una productividad planctónica alta provocada por surgencias, lo que causa una sobresaturación de nutrimentos. Estas condiciones favorecen a *R. typus*, debido a que se alimenta de plancton. Por la abundancia alta de tiburón ballena y su capacidad de consumir grandes cantidades de alimento, se cree que esta especie juega un papel importante en la estructura trófica y flujo de energía del sistema de Holbox. Por ello, este trabajo tuvo como objetivo conocer el papel funcional de *R. typus* y el funcionamiento trófico del ecosistema marino donde ocurre la agregación de esta especie. Para esto se construyó un modelo trófico que permitió evaluar todos los componentes del sistema, en el cual se incluyó al tiburón ballena como un grupo particular dentro de la red alimenticia. En el sistema se observaron cuatro niveles tróficos. Los grupos de autótrofos bentónicos y corales blandos fueron los más importantes en términos de biomasa y flujo de energía en el sistema. Los niveles tróficos más altos se obtuvieron para los peces pelágicos grandes (4.08), delfín (4.02) y aves marinas (4.02). De acuerdo con el modelo de Holbox, el tiburón ballena no es una de las especies más importantes en la estructura de la red alimenticia, ni en el funcionamiento trófico del sistema. Sin embargo, si se impacta esta especie, el ecosistema podría tardar en recuperarse en un rango de 9 a 55 años. Por otro lado, *R. typus* tiene además una relación directa e indirecta con grupos funcionales de importancia económica, por lo que la sobreexplotación pesquera podría afectar de manera indirecta al tiburón ballena.

ABSTRACT

The biggest occurrence on the planet of the whale shark (*Rhincodon typus*) is observed from Holbox to Contoy Island surroundings, in the northern part of the Mexican Caribbean. High aggregations of this slow-motion shark correlates with high planktonic productivity caused by upwelling processes that yield oversaturation of nutrients and provides the dietary needs to maintain the biomass of *R. typus* a filter feeding shark. Previous researchers assumed that whale sharks have an important ecological role in the food web structure and trophic functioning of Holbox system due to their high abundance and ability to consume large quantities of food. Therefore, this study aimed to understand the role *R. typus* have in the trophic functioning of the marine ecosystem where this species occurs in large numbers in the Mexican Caribbean. To address this work, a multispecific trophic model was built to evaluate the overall organization within the food web, including *R. typus* as a particular group. The results shows four trophic levels observed in the system structure, where, the groups of benthic autotrophs and soft corals were the most important in terms of biomass and energy flow within the system. The highest trophic levels were estimated for large pelagic fish (4.08), dolphins (4.02) and seabirds (4.02). Different than previously assumed and according to the Holbox model analyzed in this study, the whale shark population in the Mexican Caribbean was not critical to the food web structure and trophic functioning. However, is relevant to remark that if *R. typus* is impacted, the system recovery time span from 9 to 55 years, indicating the group resilience capabilities. Moreover, whale sharks have direct and indirect relationships with several functional groups of economic value, prone of overfishing that may indirectly affect whale sharks; an animal group that represent the largest known extant fish on the sea as the species arose about 60 millions years ago.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Área del modelo localizados los sitios de muestreo, la Reserva de la Biosfera del Tiburón Ballena y la zona marina del área de Protección de Flora y Fauna de Yum-Balam en Holbox, Quintana Roo, México.....	6
Figura 2. Diagrama de flujo del sistema de Holbox, Q. Roo.....	14
Figura 3. Impactos tróficos mixtos (directos e indirectos) de los diferentes grupos funcionales, del sistema de Holbox, Q. Roo.....	18
Figura 4. Respuesta dinámica de la biomasa obtenida para el tercer año de la simulación.....	19

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Parámetros de entrada para el modelo trófico de Holbox, Q. Roo. <i>Ecopath</i>	13
Cuadro 2. Resumen estadístico del sistema de Holbox, Q. Roo.....	15
Cuadro 3. Estimación del tiempo de recuperación del sistema (SRT).....	20

LISTA DE APÉNDICES

Cuadro A1. Descripción de los grupos funcionales asignados a las diferentes especies del ecosistema de Holbox, Q. Roo, México.....**35**

Cuadro A2. Fuentes de los parámetros de entrada para la construcción del modelo trófico del ecosistema marino de Holbox, Q. Roo, Caribe Mexicano.....**38**

Cuadro A3. Matriz de dietas para el modelo del sistema de Holbox, Q. Roo.....**45**

Papel funcional del tiburón ballena (*Rhincodon typus*) en el área de Holbox, Quintana Roo, México: funcionamiento trófico, simulaciones dinámicas y resiliencia ecosistémica

Introducción

La agregación más grande del mundo de tiburón ballena (*Rhincodon typus*) se presenta actualmente desde Holbox hasta las cercanías de Isla Contoy en la región del norte del Caribe mexicano. Esta zona incluye a dos áreas naturales protegidas: el Área de Protección de Flora y Fauna Yum-Balam y la Reserva de la Biosfera Tiburón Ballena. La mayor abundancia de esta especie ocurre cerca de Cabo Catoche, en aguas poco profundas, durante los meses de mayo a septiembre. Este evento coincide con una productividad planctónica alta provocada por las surgencias generadas por la corriente de Yucatán al chocar con el talud continental, lo que causa una sobresaturación de nutrientes, convirtiéndose en un área con gran actividad biológica (Merino, 1997; Cárdenas et al., 2010; Ramírez et al., 2012). Estas condiciones favorecen la agregación de *R. typus*, ya que su alimentación se basa en el plancton incluyendo larvas de gasterópodos, huevos de pez, sergéstidos, quetognatos, apendicularias, pequeños crustáceos, y en presas nectónicas como calamares (Compagno, 1984, 1998; Cárdenas et al., 2010).

El tiburón ballena es un organismo epipelágico con una distribución cosmopolita en los mares tropicales y es considerada como una especie generalista e incluso oportunista, ya que cambia sus presas preferenciales por otras alternativas dependiendo de su disponibilidad (Hacohen, 2007; Stevens, 2007). Además, es la especie de tiburón más grande y presenta un crecimiento lento y una maduración tardía, características biológicas que provocan una resiliencia baja en caso de sobre explotación (Coleman, 1997). Por ello,

su empleo en el consumo humano y en la fabricación de medicamentos ha disminuido sus poblaciones. Dado lo anterior, se ha aceptado que *R. typus* se encuentra bajo posible amenaza de extinción, siendo incluido en CITES (apéndice II) desde el año 2002, así como en la lista roja de especies amenazadas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza en la categoría de Vulnerable en el año 2010. Estas acciones tienen la finalidad de regular su comercio internacional (de la Parra et al., 2011).

En México y particularmente en Quintana Roo, el ecoturismo aporta uno de los mayores ingresos económicos. La observación y nado junto a *R. typus*, ha sido la actividad de mayor crecimiento, con más de cinco millones de visitas turísticas registradas en el año 2000 y esta cantidad fue duplicándose en 2008 (Ardisson et al., 2011). Esta actividad se ha llevado a cabo por muchos años sin un manejo adecuado que garantice su sustentabilidad, reduciendo el impacto negativo en el ecosistema. En este sentido, es fundamental conocer el grado de impacto que las actividades humanas provocan en los ecosistemas marinos, puesto que estas intervenciones propagan cambios en la composición y abundancia de las especies, modificando la estructura y dinámica de las redes alimenticias (Coll, 2002). Con el fin de desarrollar una mejor estrategia de manejo sostenible del ecosistema, es necesario integrar información ecológica y biológica, mediante modelos multiespecíficos que representen la interacción de los elementos principales o grupos funcionales que conforman el sistema. Para esto, se requiere cuantificar los niveles de biomasa, dietas, tasas de consumo, producción, las capturas de las especies, y a su vez conocer cómo la biomasa fluye entre los diferentes componentes de las redes tróficas (Olson y Waters, 2003; Ortiz et al., 2009).

Por lo anterior es posible utilizar el cuerpo teórico de análisis denominado *Ecopath* con *Ecosim*, ya que permite analizar la estructura de las redes alimenticias y su

funcionamiento trófico, tomando como supuesto el balance de masas en estado estacionario correspondiente a un periodo de tiempo dado (Christensen y Walters, 2005). *Ecopath* también permite estimar macro-descriptores holísticos que contribuyen a determinar la estructura y dinámica de los ecosistemas marinos, evaluando con ello los efectos causados por la explotación, cambios ambientales, así como también para explorar la sustentabilidad de distintas estrategias de manejo (Christensen y Walters, 2004). Además, *Ecopath* posee una rutina llamada *Ecosim* que evalúa y estima los cambios de las biomásas y del consumo de los grupos funcionales a través de simulaciones dinámicas temporales (Walters y Christensen, 2007). Apoyados en esto, es posible evaluar la resiliencia del ecosistema y la propagación de efectos directos o indirectos que se generan a través de la red alimenticia cuando se impacta una especie o grupo funcional (Ortiz et al., 2010).

El objetivo del presente trabajo es evaluar el papel trófico de *R. typus*, así como también determinar el funcionamiento trófico del ecosistema marino donde ocurre la agregación de esta especie. Para esto, se construyó un modelo trófico que incluyó al tiburón ballena como un grupo particular dentro de la red alimenticia. Apoyados en este modelo se investigó: i) la distribución de biomasa y la estructura de los flujos en el ecosistema; ii) los predadores más importantes, las tasas de consumo y los elementos en las matrices de dieta, iii) la madurez del ecosistema y la organización de los flujos; iv) el grado de resistencia y resiliencia ecológica en función de distintos escenarios de explotación y/o intervención humana, considerando diferentes controles de flujos (de arriba hacia abajo [top-down, en inglés], mixto y de abajo hacia arriba [bottom-up, en inglés]). La información generada de este trabajo es relevante para enunciar y desarrollar una estrategia de manejo o intervención holística del ecosistema donde se agrega *R. typus*.

HIPÓTESIS

La explotación pesquera y las actividades turísticas causan un impacto sobre *R. typus*, debido a que afectan la abundancia de este grupo funcional y sus interacciones tróficas. Esto propicia una menor resistencia y resiliencia en el ecosistema.

OBJETIVO

Caracterizar el papel funcional de *R. typus*, con base en modelos tróficos y simulaciones dinámicas, así como con modelos holísticos cualitativos para determinar la resiliencia del ecosistema marino de Holbox, Quintana Roo.

OBJETIVOS ESPECIFICOS

- Construir un modelo de balance de masas, donde *R. typus* será representado como una especie individual y se evaluará su papel funcional. Asimismo, se evaluará la estructura de la red alimenticia y el funcionamiento trófico.
- Realizar simulaciones dinámicas temporales para analizar la propagación de efectos y las relaciones tróficas entre diferentes grupos, así como el tiempo de recuperación del sistema.

Materiales y métodos

Área de estudio

El área de agregación de *R. typus*, llamada en este trabajo por fines prácticos el área de Holbox, se localiza en el occidente del Mar Caribe, dentro del sector norte de la ecoregión del Arrecife Mesoamericano (Figura 1). Tal como se describió anteriormente, esta área forma parte de la Reserva de la Biosfera del Tiburón Ballena y del Área de protección de Flora y Fauna Yum-Balam, en el estado de Quintana Roo, México. Esta área presenta la particularidad oceanográfica caracterizada por la confluencia de las corrientes del Golfo de México y del Mar Caribe en la punta noroeste de la Península de Yucatán, y abarca una superficie aproximada de 2577.12 km². Además esta área se caracteriza por presentar una plataforma continental amplia y poco profunda (10-20m), con una temperatura superficial anual que varía de 22 a 30°C y con alta actividad biológica provocada por surgencias que incrementan la cantidad de nutrientes en el agua (Merino, 1983, 1997).

En el área de estudio, el sustrato dominante son plataformas rocosas donde no se desarrollan arrecifes de coral extensivos, tal como sucede en otras partes del Arrecife Mesoamericano, lo que podría ser debido a la turbidez alta y temperaturas bajas del agua de mar generadas por las surgencias. Sin embargo, los corales blandos, las macroalgas y los pastos marinos son componentes bentónicos importantes en la estructura de los hábitats.

Por otro lado, esta área costera ha sido reconocida como una de las zonas pesqueras más importantes del Caribe mexicano, siendo explotada principalmente por pescadores de las poblaciones de Holbox y Chiquilá, así como por otras de la Península de Yucatán. Las especies más explotadas son la langosta espinosa (*Panulirus argus*), el pulpo (*Octopus maya*) y varias especies de peces pelágicos y de arrecife.

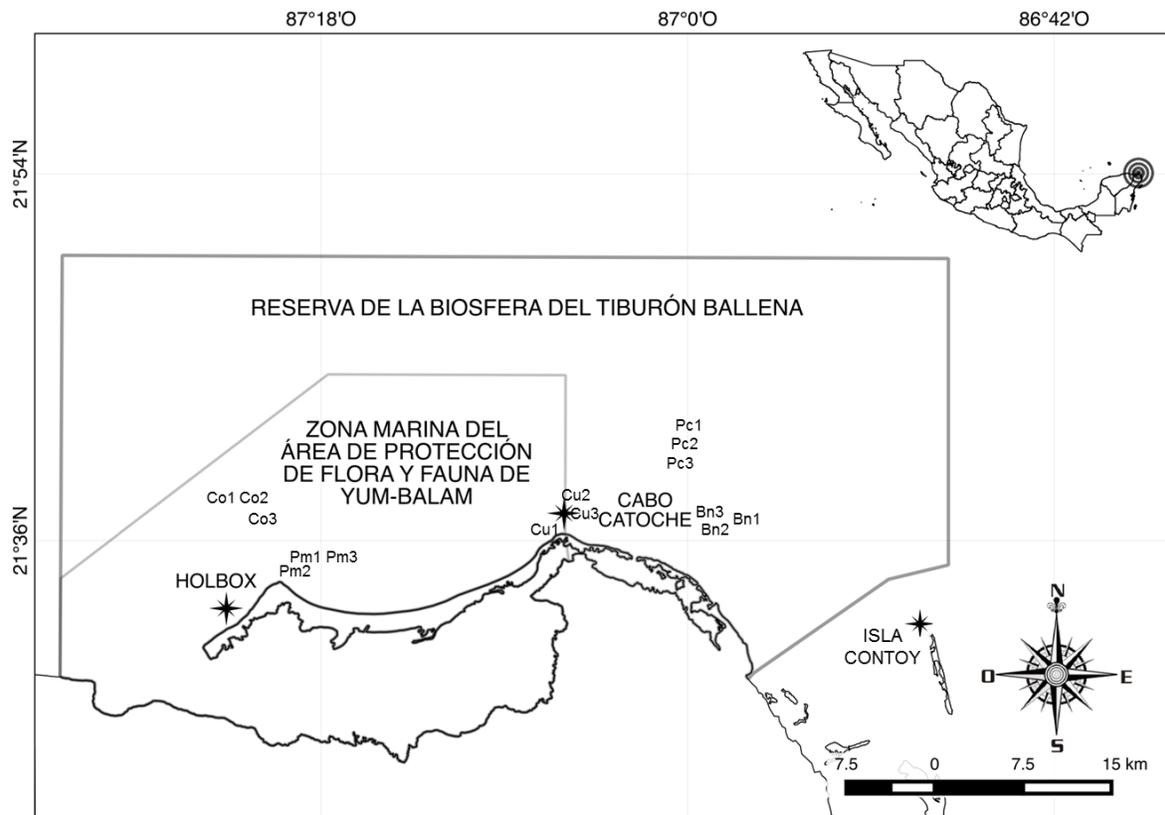


Figura 1. El área del modelo incluye la Reserva de la Biosfera del Tiburón Ballena y la zona marina del área de Protección de Flora y Fauna de Yum-Balam en Holbox, Quintana Roo, México. En el mapa se señalan los sitios de muestreo: Corsario (Co), Punta Mosquito (Pm), Cuevones (Cu), Piedra Corrida (Pc) y Boca Nueva (Bn)

Ecopath con Ecosim

El balance energético de un grupo funcional o especie dentro del modelo se representa con la ecuación:

$$B_i \left(\frac{P}{B} \right)_i EE_i - \sum_{j=1}^n B_j \left(\frac{Q}{B} \right)_j DC_{ji} - Y_i - BA_i - E_i = 0$$

donde B_i y B_j son las biomásas de la presa i y el predador j ; P/B_i es la productividad de la presa i , que es equivalente a la mortalidad natural (Allen, 1971); EE_i es la eficiencia ecotrófica o la fracción de la producción total de un grupo o especie usada en el sistema; Y_i es la producción pesquera por unidad de área y tiempo ($Y =$ mortalidad por pesca \times biomasa); Q/B_i es el consumo de alimento por unidad de biomasa j ; DC_{ji} es la fracción de la presa i en la dieta promedio del predador j ; BA_i es la tasa de acumulación de biomasa para i ; E_i es la emigración neta de i (emigración menos inmigración) (Christensen y Walters, 2004). Para el consumo, se balancean las entradas y las salidas de energía de cada grupo con base en una ecuación de equilibrio energético:

$$Q = P + R + UAF$$

donde Q es el consumo, P es la producción, R es la respiración y UAF es el alimento no asimilado para cada grupo o especie del sistema.

Ecopath con Ecosim permite además analizar los flujos de materia y/o energía basados en el cuerpo de análisis denominado “*Ascendency*” (sin traducción al español) (Ulanowicz, 1986, 1997). Apoyados, en esta teoría es posible calcular la transferencia total de energía del sistema (T , throughput en inglés), “*Ascendency*”, capacidad de desarrollo (C), el gasto del sistema (Ov , overhead en inglés) y “*Ascendency*” relativa (A/C). La T describe el tamaño del sistema y provee una medida de su metabolismo, la A considera el tamaño y la organización de flujos del sistema que están en función del número y

diversidad de interacciones entre los compartimentos y la C cuantifica el límite superior de “*Ascendency*”, mientras que la proporción A/C es un índice de madurez que describe el grado máximo de especialización que ha alcanzado el sistema. Por último, el Ov es el gasto energético que requiere el sistema para mantener su homeostasis o capacidad de resistencia frente a perturbaciones. El reciclaje de energía en los modelos tróficos es otro parámetro de madurez del ecosistema, por ello el índice de reciclamiento de Finn (Finn cycling index, en inglés) indica que los ecosistemas maduros se caracterizan por un mayor reciclaje de materia debido a trayectorias tróficas más largas (Odum, 1969). El análisis de los impactos tróficos mixtos (*MTI*) analiza las relaciones tróficas directas e indirectas entre grupos funcionales, evaluando, el impacto que puede causar el aumento en la biomasa de un grupo funcional en otros grupos y sus posibles efectos cascada en el ecosistema (Ulanowicz y Puccia, 1990).

Diseño del modelo

El modelo trófico se construyó con 28 grupos funcionales y ocho especies individuales. La conformación de los grupos funcionales de las especies de peces consideró la historia de vida de la especie, el hábito (asociado a arrecife), gremio trófico, dieta, forma y tamaño de la aleta caudal, talla y peso máximo y mínimo (Randall, 1963; Opitz, 1991). Las especies de mayor importancia comercial y turística fueron incluidas como especies individuales para poder conocer su papel y efecto dentro del modelo. El Apéndice A1 muestra las especies incluidas en cada grupo funcional, y en el Apéndice A2 se encuentran las fuentes de datos de donde se estimaron los parámetros de entrada para los modelos. Estos parámetros se obtuvieron con datos recolectados en campo y de literatura publicada. El trabajo en campo se efectuó del 17 al 26 de abril del año 2006, donde se realizaron censos

visuales para peces (50 x 2m) e invertebrados (20 x 5m) y 30 videotransectos para el bentos (50 x 0.4 m) en los sitios de Corsario, Punta Mosquito, Piedra Corrida, Boca Nueva y Cuevones localizados dentro del área de estudio. La captura pesquera (Y) se adquirió de los registros estadísticos de la Secretaria de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (SAGARPA) del Gobierno de México.

Balance del modelo

Para obtener un modelo balanceado se modificaron los parámetros de entrada de varios grupos funcionales considerando el rango dado por \pm una desviación estándar. Es importante aclarar que las modificaciones realizadas se encuentran dentro de los parámetros publicados en otros modelos de ecosistemas similares. No obstante, se efectuaron también modificaciones en la dieta de algunos grupos funcionales (Apéndice A3). Para esto se cambió la proporción de los elementos dietéticos de algunos depredadores para reducir la mortalidad por depredación de sus presas. Los grupos a los que se les modificó su ingesta fueron: epifauna bentónica pequeña, corales blandos, erizos de mar, peces carnívoros intermedios 1 y 2, grandes peces carnívoros arrecifales, pargo, peces pelágicos grandes, pez chacchi, cazón/tiburón y *R. typus*.

Simulaciones dinámicas

Ecosim está basado en ecuaciones diferenciales pareadas que describen la simulación dinámica y temporal de cambios en la biomasa y flujo de energía dentro de los sistemas, así como de la pesca y de las tasas de depredación y consumo (Walters y Christensen, 2007). El cambio de la biomasa de un grupo *i* es representada por la siguiente ecuación:

$$\frac{dB_i}{dt} = g_i \sum_j Q_{ji} - \sum_j Q_{ij} + I_i - (MO_i + F_i + e_i)B_i$$

donde dB_i/dt es la tasa de crecimiento durante el intervalo de tiempo dt de un grupo i en términos de su biomasa, B_i ; g_i es la eficiencia de crecimiento neto; Q_{ji} y Q_{ij} son las tasas de consumo del grupo j sobre el grupo i y del grupo i sobre el grupo j , respectivamente; I_i es el flujo de la inmigración; MO_i es la mortalidad natural no producida por la depredación; F_i es la mortalidad por pesca; y e_i es la tasa de emigración (Christensen y Walters, 2004).

Las simulaciones dinámicas en *Ecosim* se realizaron con base en los criterios de Ortiz et al., (2009). Para esto, se utilizaron los controles de flujo de abajo hacia arriba (bottom-up) ($v=1$), mixto ($v=2$), de arriba hacia abajo (top-down) ($v=6$), con la finalidad de: i) probar diferentes escenarios del ecosistema; ii) evaluar la propagación de efectos directos e indirectos instantáneos; iii) estimar el tiempo de recuperación del sistema (*SRT*) como una respuesta al aumento en la mortalidad total ($Z = H + M$), equivalente a un 30 % de la producción total ($P = B*Z$). El impacto se realizó entre el primer y segundo año de la simulación. La propagación de los efectos instantáneos se evaluó como el cambio en la biomasa de todos los grupos funcionales en el tercer año, es decir, un año después del aumento de la mortalidad por pesca. Esto permitió estimar y analizar la resistencia y el *SRT* del sistema, obteniendo, una medida interna de estabilidad en el sistema (Ortiz et al., 2009).

Resultados

Estructura trófica de Holbox, Quintana Roo.

El grupo de autótrofos bentónicos y los corales blandos fueron los grupos más importantes en términos de biomasa y flujo de energía en el sistema. Los niveles tróficos más altos se obtuvieron para los peces pelágicos grandes (4.08), delfín (4.02) y aves marinas (4.02), siendo así los predadores superiores en el sistema (Cuadro 1). Se observan cuatro diferentes niveles tróficos en el modelo construido, donde los productores primarios correspondieron a las algas simbióticas, fitoplancton y autótrofos bentónicos (macroalgas carnosas y pastos marinos) (Figura 2). La eficiencia de transferencia de energía más significativa fue para los niveles tróficos primarios con 41.93% y el detritus con 40.30%.

El Cuadro 2 muestra el resumen estadístico de los principales macro-descriptores tróficos e índices de flujo, donde se observa que las transferencias totales del sistema (T) fueron de 79,363.9 t/km²/año, de las cuales 18.03% se destinaron a consumo, 29.8% a la exportación, 11.94% correspondió a la respiración y 40.16% se transfirieron al detritus. La producción total del sistema fue de 35,142.9 t/km²/año, la respiración de 94,78.1 t/km²/año y el consumo de 14,315.2 t/km²/año. La relación producción primaria/respiración total (PP/R) fue de 3.5. Con respecto a la estructura de la red alimenticia, el índice de conexión alcanza un valor de 0.19, el índice de omnívora (OI) de 0.15, el número total de trayectorias tróficas fue de 20,881 con una longitud promedio de 11.5 grupos funcionales. Por otro lado, la evaluación de la explotación pesquera mostró que el nivel trófico de captura fue de 3.3, donde las especies con mayor explotación correspondieron a organismos consumidores secundarios y terciarios, siendo estos el robalo, pulpo y boquinete. Sin embargo, las especies con mayor mortalidad (F) por pesca fueron el robalo (0.84), la corvina (0.56) y el mero (0.10).

Por otro lado, el Análisis de Redes mostró una “*Ascendency*” (A) de 102,343.9 t/km²/año, el gasto del sistema (Ov) de 143,437.5 t/km²/año, la capacidad de desarrollo (C) de 245,781.3 t/km²/año, “*Ascendency*” relativa (A/C) de 41.6%, y el gasto relativo (Ov/C) de 58.4%. Por su parte, el índice de información (I) fue de 1.29 bits y la redundancia interna del gasto del sistema fue del 42.7% de Ov.

Cuadro 1. Parámetros de entrada para el modelo trófico de Holbox, Q. Roo. Ecopath: (NT= nivel trófico, ÁH= área de hábitat, BÁH= biomasa en el área de hábitat, B= biomasa, P/B= producción, Q/B= consumo, EE= eficiencia ecotrófica, P/Q= relación producción/consumo y C= captura pesquera). Los códigos de los grupos funcionales se pueden consultar en la Figura 2 ó en el Apéndice A, Cuadro A1. Los valores de *R. typus* se indican con negritas.

Grupo funcional	NT	ÁH	BÁH (t /km ²)	B (t /km ²)	P/B	Q/B	EE	P/Q	C (t/km ²)
GPP	4.08	1	3.5	3.5	1.95	9.82	0.97	0.2	0.001
D	4.02	1	0.02	0.02	0.1	33.5	0.66	0	
AM	4.02	0.43	0.02	0.01	5.4	80	0.29	0.07	
R	3.97	1	0.02	0.02	2.4	8.2	0.48	0.29	0.0192
CT	3.64	1	1.3	1.3	1.86	8.17	0.94	0.23	0.0032
GPPis	3.62	1	2.78	2.78	0.9	7.65	0.96	0.12	0.0013
P	3.39	0.43	55.72	24.15	0.58	7.34	0.95	0.08	0.0023
M	3.28	0.43	0.72	0.31	0.53	5.09	0.94	0.1	0.0314
GPCA	3.21	0.43	90.01	39.02	0.32	3.04	0.93	0.11	0.0033
Ch	3.15	0.43	23.1	10.01	1.87	10.79	0.95	0.17	0.0054
Pu	3.14	1	0.46	0.46	2.3	8	0.99	0.29	0.0288
B	3.13	0.43	3.4	1.47	0.56	4.78	0.95	0.12	0.0136
Rt	3.13	1	6.33	6.33	0.07	9.8	0	0.01	
PPCA	3.07	0.43	0.07	0.03	1.85	19.55	0.93	0.09	
C	3.07	1	0.01	0.01	1.4	5.9	0.92	0.24	0.0057
PCIA1	3.06	0.43	32.5	14.09	1.84	11.14	0.99	0.16	0.0003
Mb	3.04	1	0.01	0.01	0.41	8.6	0	0.05	
BPP	3	0.43	6.5	2.82	19.44	65.1	0.94	0.3	
PCIA2	2.8	0.43	42.5	18.42	0.79	7.23	0.96	0.11	
L	2.78	1	5.21	5.21	0.96	7.4	1	0.13	0.0024
T	2.69	1	0.04	0.04	0.3	3.5	0.99	0.09	
PO	2.44	0.43	0.25	0.11	1.65	31.48	0.81	0.05	
GEB	2.38	1	55.11	55.11	1.1	3.7	0.98	0.3	
PEB	2.13	1	391.5	391.5	1.9	15.02	0.94	0.13	
EM	2.11	0.43	26.3	11.4	1.1	3.8	0.98	0.29	
CD	2.1	0.43	4.7	2.04	1.09	9	0.98	0.12	
Tm	2	0.43	0	0	0.11	39.71	0	0	
E	2	0.43	19.76	8.57	1.4	5.2	0.99	0.27	
Z	2	1	9.68	9.68	40	133.8	0.91	0.3	
PIPH	2.02	1	46.5	46.5	1.05	22.58	0.98	0.05	
CB	2.01	0.43	1105.35	479.19	1.09	9	0.95	0.12	
GPH	2	0.43	49.12	21.29	1.15	18.92	0.98	0.06	
AB	1	0.43	5421.24	2350.19	13.25	0	0.08		
F	1	1	28.81	28.81	70	0	0.91		
AS	1	0.43	2.75	1.19	10.2	0	0.98		
De	1	1	100	100			0.26		

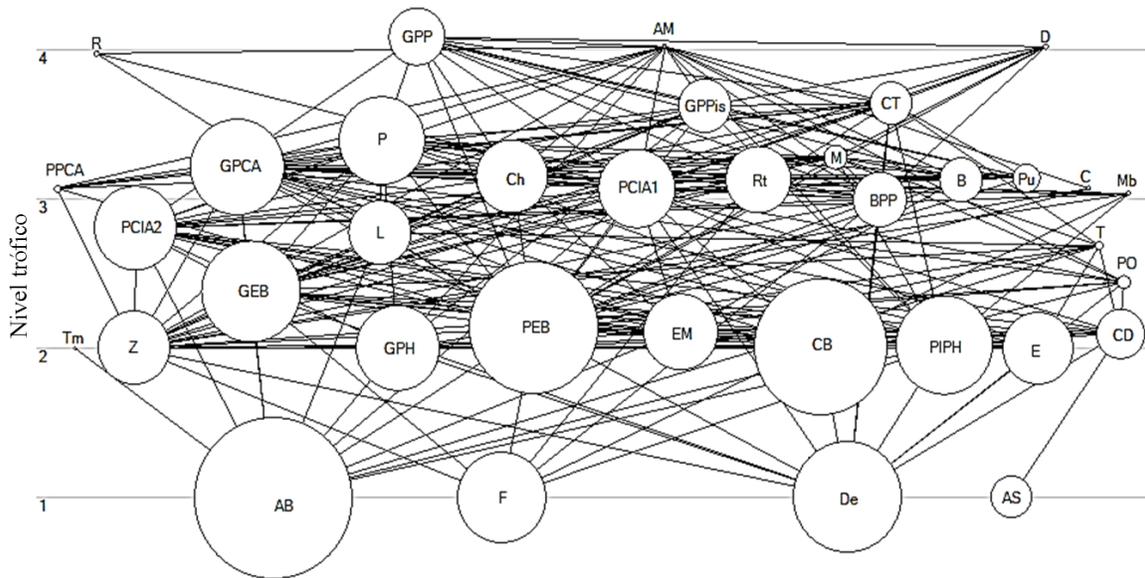


Figura 2. Diagrama de flujo del sistema de Holbox, Q. Roo. Los componentes del sistema están organizados a lo largo del eje vertical conforme a su nivel trófico: 1) peces pelágicos grandes (GPP), 2) delfín (D), 3) aves marinas (AM), 4) robalo (R), 5) cazón/tiburón (CT), 6) peces piscívoros grandes (GPPis), 7) pargo (P), 8) mero (M), 9) grandes peces carnívoros arrecifales (GPCA), 10) chacchi (Ch), 11) pulpo (Pu), 12) boquinete (B), 13) *Rhincodon typus* (Rt), 14) peces carnívoros arrecifales pequeños (PPCA), 15) corvina (C), 16) peces carnívoros intermedios arrecifales 1 (PCIA1), 17) *Manta birostris* (Mt), 18) banco de peces pequeños (BPP), 19) peces carnívoros intermedios arrecifales 2 (PCIA2), 20) langosta (L), 21) tortugas marinas (T), 22) peces omnívoros (PO), 23) epifauna bentónica grande (GEB), 24) epifauna bentónica pequeña (PEB), 25) erizos de mar (EM), 26) corales duros (CD), 27) manatí (Tm), 28) esponjas (E), 29) zooplancton (Z), 30) peces herbívoros pequeños-intermedios (PIPH), 31) corales blandos (CB), 32) peces herbívoros grandes (GPH), 33) autótrofos bentónicos (AB), 34) fitoplancton (F), 35) algas simbióticas (AS), 36) detritus (De).

Cuadro 2. Resumen estadístico del sistema de Holbox, Quintana Roo.

Parámetro	Valor	Unidades
Suma de todos los consumos (Q)	14315.25	t/km ² /año
Suma de todas las exportaciones (E)	23690.79	t/km ² /año
Suma del total de los flujos a respiración (R)	9478.193	t/km ² /año
Suma de todos los flujos al detritus	31879.7	t/km ² /año
Transferencias totales del sistema (T)	79363.92	t/km ² /año
Suma de toda la producción (P)	35142.98	t/km ² /año
Promedio del nivel trófico de captura	3.337442	
Rendimiento bruto de la pesquería (Captura/PPN)	3.55E-06	
Producción primaria neta (PPN)	33168.98	t/km ² /año
Producción primaria total/respiración total	3.499505	
Producción neta del sistema	23690.79	t/km ² /año
Producción primaria total/biomasa total	9.381456	
Biomasa total/transferencias totales	0.04454908	
Biomasa total (sin detritus)	3535.59	t/km ²
Capturas totales	0.1178631	t/km ² /año
Índice de conexión	0.1910204	
Índice de omnivoría (OI)	0.1537926	
Ascendency (A)	102343.9	Flowbites
Gasto del sistema (Ov)	143437.5	Flowbites
Capacidad de desarrollo (C)	245781.3	Flowbites
Información (I)	1.29	Bits
Ascendencia relativa (A/C)	41.6	%
Redundancia interna	42.7	%

Los resultados del *MTI* evidenciaron que los grupos y las especies que propagaron la mayor cantidad y magnitud de efectos directos e indirectos a través de la red alimenticia fueron las siguientes: tortugas marinas, meros, corvina, pulpo, robalo y cazón/tiburón. En cambio, el manatí (*Trinchechus manatus*) y la manta (*Manta birostris*) tuvieron los menores efectos sobre los restantes componentes del sistema (Figura 3).

En las simulaciones dinámicas generadas en *Ecosim*, los autótrofos bentónicos, epifauna bentónica pequeña, fitoplancton, peces pelágicos grandes, pargo, peces carnívoros intermedios 1 y peces chacchi (Haemulidos o roncos), causaron los mayores impactos sobre las especies y grupos funcionales restantes en los tres tipos de control de flujo (de abajo hacia arriba, mixto y de arriba hacia abajo) (Figura 4). En el Cuadro 3 se encuentran las estimaciones del *SRT* a partir de las simulaciones dinámicas *Ecosim*. No obstante, sólo fue posible estimar el *SRT* con los controles de abajo hacia arriba y mixto, ya que con el control de flujo de arriba hacia abajo el sistema nunca regresó a sus condiciones de estado estacionario iniciales. Los autótrofos bentónicos, epifauna bentónica pequeña, zooplancton y fitoplancton presentaron las magnitudes más altas del *SRT*, y por lo tanto, fueron los que afectaron mayormente la resiliencia ecosistémica. El valor promedio del *SRT* para el sistema completo con el escenario de arriba hacia abajo fue de 8.7 años, mientras que en el escenario del control de flujo mixto fue de 31.5 años.

Papel funcional de *R. typus*

El tiburón ballena *R. typus* tuvo un nivel trófico de 3.13, siendo muy similar al calculado para la *M. birostris* (3.03), que también explota recursos alimenticios similares en el área de estudio. El análisis *MTI* evidenció los efectos directos e indirectos que *R. typus* propagó hacia otros grupos funcionales (Figura 3). El mayor impacto negativo indirecto lo generó

sobre el boquinete, los peces pelágicos grandes y las aves marinas, mientras que los impactos positivos fueron principalmente en el pargo, mero y los peces omnívoros. Los grupos que causaron mayores efectos negativos directos e indirectos sobre *R. typus* fueron los corales blandos, epifauna bentónica pequeña y peces carnívoros intermedios arrecifales

1. En cambio, los grupos que favorecieron efectos positivos al tiburón ballena fueron el zooplancton, fitoplancton y detritus. Las simulaciones *Ecosim*, demostraron que cuando se impactó a la especie *R. typus*, el *SRT* estimado fue de 55 años bajo un escenario de control mixto y de nueve años en un escenario de abajo hacia arriba (Cuadro 3).

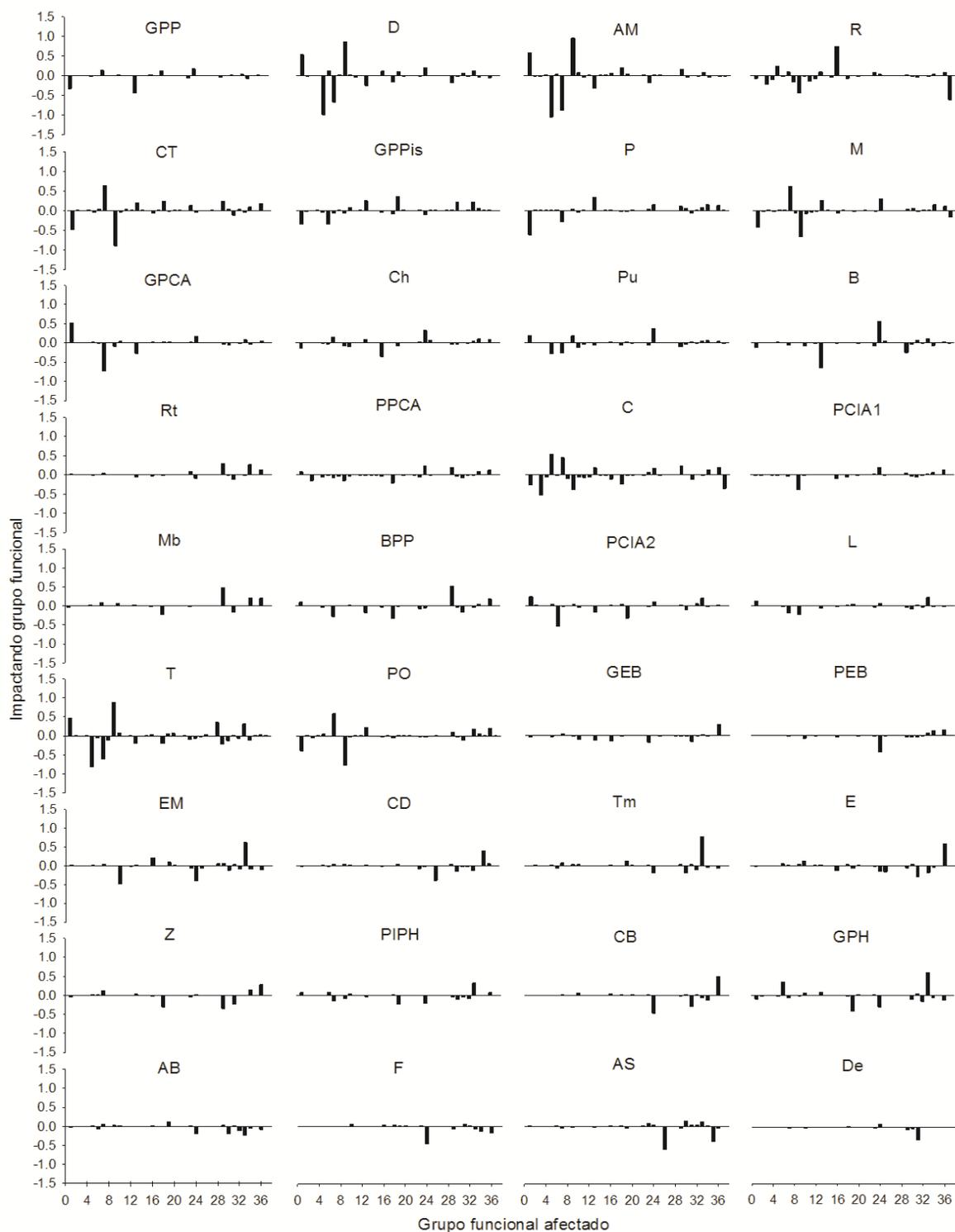


Figura 3. Impactos tróficos mixtos (directos e indirectos) de los diferentes grupos funcionales, del sistema de Holbox, Q. Roo. Los números de los grupos funcionales pueden ser consultados en la Figura 2.

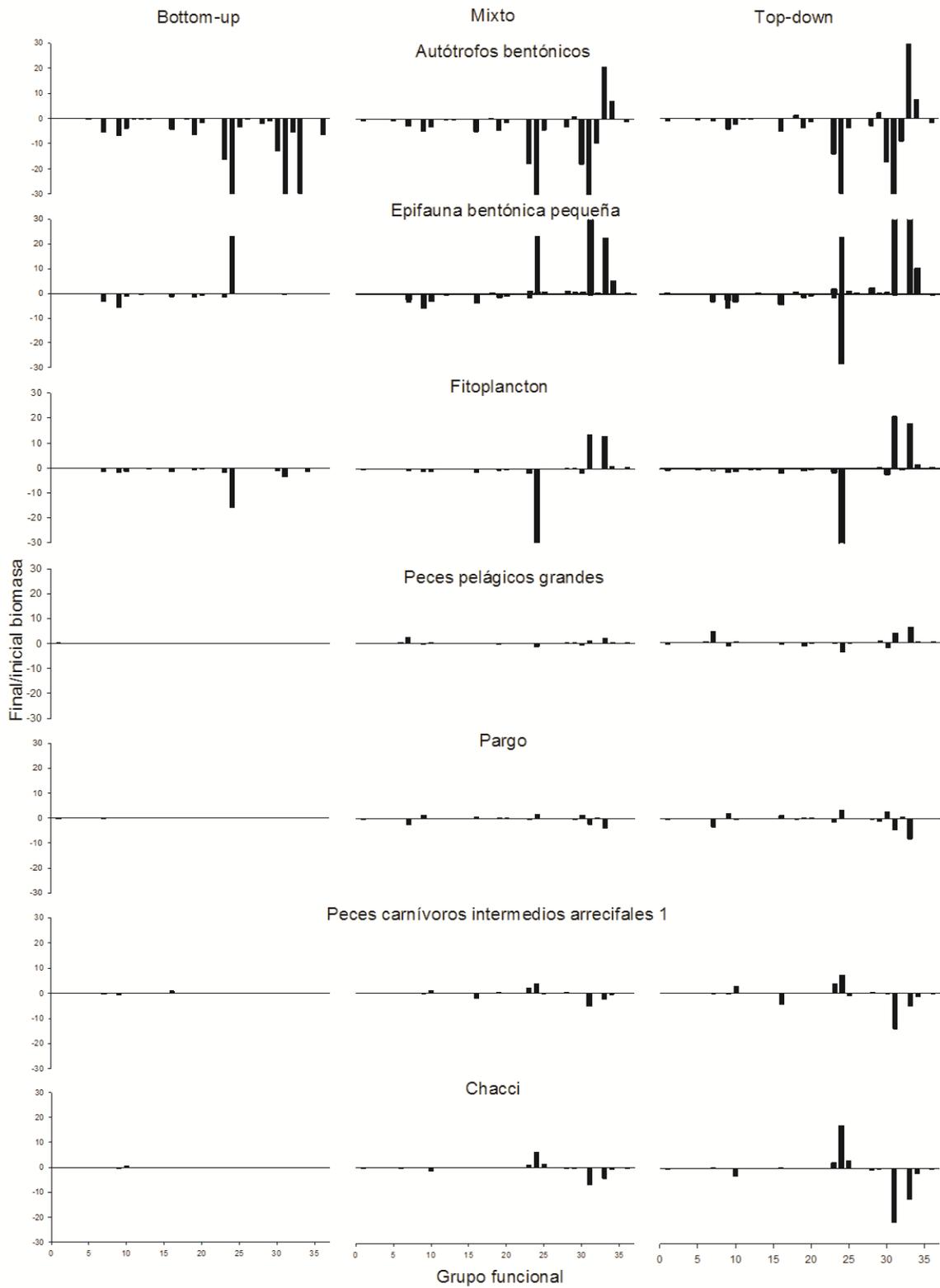


Figura 4. Respuesta dinámica de la biomasa obtenida para el tercer año de la simulación.

Cuadro 3. Estimación del tiempo de recuperación del sistema (SRT)

Impacto en:	Mecanismos de control de flujo		
	De abajo hacia arriba ($v = 1.0$)	Mixto ($v = 2.0$)	De arriba hacia abajo ($v = 6.0$)
Peces pelágicos grandes	9	54	Oscilatorio
Delfín	7	51	Oscilatorio
Aves marinas	3	10	Oscilatorio
Robalo	5	6	Oscilatorio
Cazón/tiburón	6	18	Oscilatorio
Peces piscívoros grandes	9	44	Oscilatorio
Pargo	9	38	Oscilatorio
Mero	7	20	Oscilatorio
Grandes peces carnívoros arrecifales	10	53	Oscilatorio
Chacchi	8	25	Oscilatorio
Pulpo	5	8	Oscilatorio
Boquinete	7	14	Oscilatorio
<i>Rhincodon typus</i>	9	55	Oscilatorio
Peces carnívoros arrecifales pequeños	5	6	Oscilatorio
Corvina	6	10	Oscilatorio
Peces carnívoros intermedios arrecifales 1	9	39	Oscilatorio
<i>Manta birostris</i>	8	15	Oscilatorio
Bancos de peces pequeños	10	33	Oscilatorio
Peces carnívoros arrecifales 2	10	43	Oscilatorio
Langosta	8	19	Oscilatorio
Tortugas marinas	8	24	Oscilatorio
Peces omnívoros	5	8	Oscilatorio
Epifauna bentónica grande	11	44	Oscilatorio
Epifauna bentónica pequeña	13	62	Oscilatorio
Erizos de mar	8	13	Oscilatorio
Corales duros	6	23	Oscilatorio
Manatí	7	43	Oscilatorio
Esponjas	10	29	Oscilatorio
Zooplankton	13	58	Oscilatorio
Peces herbívoros pequeños-intermedios	13	38	Oscilatorio
Corales blandos	11	48	Oscilatorio
Peces herbívoros grandes	13	18	Oscilatorio
Autótrofos bentónicos	16	62	Oscilatorio
Fitoplancton	14	57	Oscilatorio
Algas simbióticas	9	17	Oscilatorio

Discusión

En Holbox los autótrofos bentónicos son el grupo más importante en cuanto a biomasa y flujo de energía, además de que es el grupo que más afectaría la resiliencia del sistema. En el área de estudio, la biomasa alta de autótrofos bentónicos puede ser explicada por las surgencias que producen aguas eutrofizadas con nutrientes que favorecen su crecimiento (Merino, 1997). Además, existe una gran proporción de sustrato duro que permite el establecimiento de diferentes tipos de macroalgas (e.g. carnosas, costrosas, incrustantes), así como extensiones amplias de sustratos blandos o arenosos que favorecen la presencia de praderas de pastos marinos (i.e. *Thalassia testudinum*, *Syringodium filiforme*). Por lo tanto, este grupo funcional cumple un papel fundamental como productor primario y constituye una parte importante de la base en las redes tróficas de los ecosistemas que habitan, siendo fuente directa de alimento para diferentes grupos consumidores primarios. Otros papeles ecológicos de estos productores primarios son: servir de sustrato, como zonas de desove y refugio de peces e invertebrados marinos (Ramírez, 1995).

Los corales blandos son el segundo grupo con mayor contribución de biomasa en el sistema de Holbox, así como de flujo energético a través de la red trófica. Tal como se mencionó para los productores primarios, es posible que también estas especies encuentren un hábitat favorable en el área de Holbox debido a la gran cantidad de alimento proveniente de las surgencias, ya que los corales blandos son organismos sésiles que se alimentan de organismos planctónicos y materia orgánica suspendida en la columna de agua. Asimismo, la gran cantidad de sustrato duro de Holbox favorece el establecimiento de jardines extensos de corales blandos. Los corales blandos tienen un papel funcional importante dentro del ecosistema, ya que son organismos ingenieros autógenos que modifican el

entorno y sirven como refugio para diferentes especies de peces e invertebrados del arrecife (Arreola, 1998; Arias-González et al., 2008; Rodríguez-Zaragoza et al., 2011).

La biomasa total del ecosistema de Holbox, es superior a la reportada en los sistemas de arrecife de coral como el de Boca Paila, Talampam y Mahahual en el Caribe mexicano (Arias-González, 2004), y al sistema de surgencia de Tongoy, Chile (Ortiz y Wolff, 2002). Además, las surgencias del sistema de Holbox generan tasas de producción altas, con una P/B de 70 para el fitoplancton. Según Pauly y Christensen (1995), en zonas de surgencia la transferencia de energía de los productores primarios está alrededor del 10%, lo que coincide con lo encontrado en el área de estudio, que posee una transferencia de 10.7%. La producción alta de fitoplancton, aunada con la producción de autótrofos bentónicos, favorece que el sistema trófico de Holbox tenga mayormente un control de flujo de energía del tipo de abajo hacia arriba (bottom-up, en inglés). En términos generales, en este sistema, los productores primarios aportan un flujo del 41.93% hacia los compartimentos superiores. Esta condición de producción alta en el sistema, es la que soporta la gran biomasa estacional de *R. typus* (de la Parra et al., 2011; Ramírez et al., 2012). Lo cual coincide con el periodo de las surgencias más intensas que es de mayo a septiembre.

El ecosistema de Holbox muestra un funcionamiento trófico similar al de otros encontrados en áreas de surgencias, donde existen tasas altas de producción primaria, acumulación de biomasa en niveles tróficos inferiores y una relación producción primaria y respiración mayor a 1.0 ($PP/R= 3.49$). Sin embargo, la estructura de la red alimenticia de Holbox es más similar a la encontrada en los arrecifes de coral. Con respecto al funcionamiento trófico, el modelo de Holbox tiene una mayor producción total del sistema (35,142.9 t/km²/año) que otros sistemas de surgencias. Por ejemplo, en el área de la Guajira

colombiana, que es también una zona tropical con surgencias, donde el mayor aporte de biomasa en el ecosistema es por los pastos marinos, la producción total de éste sistema es menor (1,693.0 t/km²/año) y una relación $PP/R = 2.55$ (Criales-Hernández et al., 2006). Por otro lado, las producciones totales del sistema y la relación PP/R de Holbox son similares a las estimadas en los ecosistemas templados con surgencias de la costa de Chile, tal es el caso de la Península de Mejillones, donde en ecosistemas de bosques de macroalgas (kelps) poseen producciones totales entre 25,205 y 43,251.0 t/km²/año, pero con valores de PP/R que oscilan entre 2.7 y 11.3 (Ortiz, 2008, 2010). Sin embargo, en Chile existen también otros sistemas que pueden tener producciones menores que las de Holbox, como es en la reserva marina La Rinconada con producciones totales de 9,908.0 y 10,436.0 t/km²/año, y con PP/R de 1.6 y 2.0, respectivamente (Ortiz et al., 2010). En cambio, cuando se contrasta con los arrecifes de coral del Caribe mexicano, se observa que Holbox tiene valores mayores de producción total y PP/R , ya que los arrecifes de Boca Paila, Tampalam y Mahahual presentan producciones de 5,237.0 a 2,0180.2 t/km²/año con PP/R de ~1.2 (Arias-González et al., 2004).

Con respecto a la estructura de la red alimenticia, Odum (1971) mencionó que ésta va modificando su forma, de lineal a red, conforme los ecosistemas van madurando. En este sentido, en el sistema de Holbox el índice de conexión es similar al reportado en los sistemas templados de Chile, como en Bahía Tongoy (Ortiz y Wolff, 2002), en la reserva marina de La Rinconada (Ortiz et al., 2010) y en la isla Santa María en la Península de Mejillones (Ortiz, 2010). En comparación con los arrecifes de coral del sur del Caribe mexicano, considerados más maduros y desarrollados que los sistemas de surgencia,

presentan índices de conexión superiores (Álvarez-Hernández, 2003), por lo tanto su estructura es menos lineal que la de Holbox.

Por otro lado, el sistema de Holbox tiene un flujo hacia el detritus de 40.16%, superior al sistema de surgencia del norte de Chile (31.18%), en comparación con los sistemas de arrecife de coral del Caribe mexicano de Boca Paila (23.7%), Tampalam (27.10%) y Mahahual (26.6%). Lo anterior puede deberse a que en los sistemas de surgencia la producción no se utiliza al 100%, ya que más del 30% de ésta no se recicla en el ecosistema, lo que provoca una acumulación de detritus en el sedimento (Margalef, 1985). En el sistema de Holbox el índice de reciclaje de Finn fue de 3.17% con una longitud promedio de 2.3, el cual es muy parecido al sistema de surgencia del norte de Chile (reciclaje 2.79% y longitud promedio 2.34) (Medina et al., 2007). Sin embargo, en sistemas de arrecife de coral tenemos un índice de Finn superior a los de surgencia con un reciclaje de 56.5% y una longitud promedio de 8.25 (Arias-González y Morand, 2006). Con relación al índice de omnivoría el sistema de Holbox presenta un índice bajo, en comparación con el sistema de surgencia de la Guajira (Criales-Hernández et al., 2006), lo que sugiere que en el sistema de Holbox los recursos son aprovechados por grupos con una dieta menos generalizada. No obstante, en Holbox existe una gran cantidad de trayectorias tróficas y una mayor longitud promedio de las mismas, tal como se presentan en los arrecifes de coral. En este sentido, Holbox mostró que es un sistema con características de funcionamiento trófico de sistemas templados de surgencias y con una red alimenticia similar a los arrecifes de coral que se localizan en áreas tropicales y presentan biodiversidad alta.

En las transferencias totales del sistema (T) en Holbox encontramos una magnitud de 79,363.92 t/km²/año la que es superior al de los arrecifes de coral del Caribe mexicano

de Boca Paila 48,037 t/km²/año, Tampalam 45,202 t/km²/año y Mahahual 13,169 t/km²/año (Arias-González, 2004). Así como también fue más alto que los sistemas de surgencia de Bahía Tongoy 18,746.8 t/km²/año (Ortiz y Wolff, 2002), la Guajira 3,275 t/km²/año (Criales-Hernández et al., 2006) y del ecosistema pelágico del norte de Chile 38,674 t/km²/año (Medina et al., 2007).

Con relación a la “*Ascendency*” (A), en ecosistemas maduros como los arrecifes de coral, se ha considerado que ésta alcanza valores de hasta 50.4% (Pauly et al., 1993). Pero en sistemas de surgencia, los valores de “*Ascendency*” son relativamente bajos, relacionado a que estos sistemas están en constante cambio (Odum, 1969). Considerando que Holbox es un sistema de plataformas rocosas someras donde predominan las macroalgas y los jardines de corales blandos, además de que representa la zona de surgencia más importante del Caribe mexicano, y a su vez es parte del sector norte del Sistema Arrecifal Mesoamericano (Signoret et al., 1998; Kramer y Kramer, 2002), es probable que debido a esto, la “*Ascendency*” encontrada en el ecosistema de Holbox sea baja, lo que indica que es un sistema en desarrollo, en comparación con los arrecifes de coral, que presentan valores de “*Ascendency*” más altos (Odum, 1969; Pauly et al., 1993). Asimismo, el sistema de Holbox es más desarrollado que otros sistemas de surgencia, ya que en base a A/C existe una diferencia de 19.1% con la Guajira, Colombia, 21.3 % con el sistema de Bahía Tongoy y 6.09% con el de la isla Santa María en la Península de Mejillones, Chile (Ortiz y Wolff, 2002; Criales-Hernández et al., 2006; Ortiz, 2010). Lo anterior puede deberse a que en el sistema de Holbox hay una mayor *Ascendency*, causada por la eficiencia en la transferencia de energía provocada por la biomasa alta de productores y consumidores primarios. Por otro lado, se observó un gasto del sistema (Ov/C) del 58.3%, con una redundancia interna del 42.7% y una medida de información (I) de 1.29 bits. Basados en estos indicadores, sería

posible predecir que el sistema de Holbox es un ecosistema en desarrollo, por lo tanto más estable y resistente a perturbaciones, debido su potencial de reserva energética.

Con respecto al nivel trófico promedio de las capturas pesqueras en Holbox (3.33), se hace evidente que las pesquerías se centran en los depredadores como el robalo, mero, pulpo y boquinete. Este tipo de pesquería de niveles tróficos superiores genera un costo energético alto en el ecosistema, ya que la energía que es transferida a través de los diferentes niveles tróficos disminuye hacia los grupos superiores debido al aumento en la tasa de respiración y a una disminución en la eficiencia de transferencia energética (Christensen y Pauly, 1993). Lo anterior, sugiere que quizás en el sistema de Holbox, aún no hay un efecto de disminución de los niveles tróficos de la red alimenticia por parte de la explotación pesquera (fishing down the food web, en inglés), la cual se observa cuando la pesca se enfoca hacia grupos de nivel trófico inferior, debido a que las especies de niveles tróficos superiores ya fueron extraídas (Pauly et al., 1998). En el modelo trófico de Holbox existió una menor captura pesquera comparada con la reportada para el sistema de arrecifes del Caribe mexicano (Arias-González, 2004). Esto quizá se deba a que los sistemas de arrecife de coral son altamente productivos y soportan una elevada explotación pesquera de importante valor socio-económico (Munro y Williams, 1985). Sin embargo, este último reporte no coincide con los registros de SAGARPA, donde se muestra una mayor explotación de los recursos pesqueros en el área de Holbox, la cual se relaciona con la que menciona Arreguín-Sánchez et al., (1993) para el sistema del norte de la Península de Yucatán.

En el caso de la mortalidad por pesca en el sistema de Holbox, ésta no sobrepasa a la mortalidad por depredación, lo cual sugiere que es poco probable un colapso en las pesquerías (Jarre-Teichman y Christensen, 1998). Sin embargo, los valores altos de la

mortalidad por pesca de robalo, corvina y mero sugieren una explotación intensa. Estos peces se caracterizan por ser depredadores secundarios con un efecto en la red trófica del tipo de control de arriba hacia abajo y contribuyen con un flujo constante de energía a lo largo del sistema (Branco, 1999). Por lo anterior, su explotación debería estar sujeta a un plan de manejo que promueva su conservación. Sin embargo, es importante indicar que el presente modelo de Holbox representa las condiciones bio-ecológicas y pesqueras del año 2006, pero actualmente existen evidencias de que las especies explotadas tienen signos que indican que se han superado los límites de su capacidad poblacional (González-Cano et al., 2001). Esto ocasiona la escases de estos recursos e incrementa el interés por desarrollar actividades turísticas por parte de los pescadores y otros usuarios del área de Holbox (Salas et al., 2006). Aunado a lo anterior, el rendimiento bruto de la pesquería en el sistema de Holbox es de $3.55E-06$ t/km²/año. Al respecto, varios autores concluyen que este rendimiento bruto presenta una tendencia a reducirse, cuando la pesca está dirigida hacia los grupos superiores del sistema (Arreguín-Sánchez et al., 1993; Criales-Hernández et al., 2006; Medina et al., 2007); tal como se observa actualmente en el sistema de Holbox.

Por otro lado, los resultados del *MTI* muestran que los grupos funcionales de las tortugas marinas, meros, corvina, pulpo, robalo y el cazón/tiburón, los cuales son consumidores secundarios son los que propagan mayores efectos directos e indirectos a través de la red alimenticia. Muchos de estos se encuentran sometidos a una intensa actividad extractiva, destacando el mero y la corvina tienen una mortalidad por pesca importante. Estos resultados contrastan con los resultados encontrados por Arreguín-Sánchez et al. (1993) para el sistema del norte de Yucatán, donde los grupos que causaron mayor propagación de efectos fueron los productores y consumidores primarios. Por su parte, las simulaciones dinámicas *Ecosim*, así como en el análisis de estimación del *SRT*,

coincidieron en que los grupos funcionales de mayor importancia son los autótrofos bentónicos, la epifauna bentónica pequeña y el fitoplancton. Lo anterior se debe a su aportación a la biomasa total y al flujo energético en el sistema por la gran conexión que tienen con otros grupos funcionales, así como a la importante producción primaria en el área ocasionada por las surgencias.

El nivel trófico del tiburón ballena fue muy similar al de grupos que explotan los mismos recursos en el sistema de Holbox. Esta especie aporta el 0.07% de las transferencias totales de energía. Los resultados del *MTI* mostraron que los grupos que causaron un mayor impacto positivo al tiburón ballena fueron el zooplancton, el fitoplancton y el detritus, lo que sería una consecuencia del hábito alimenticio (filtrador) de esta especie. En el sistema de Holbox, el tiburón ballena muestra que una vez perturbado propaga relevantes efectos negativos especialmente en los grandes peces piscívoros, pargo, chacchi, autótrofos bentónicos y zooplancton. Los tres primeros grupos son de importancia pesquera y los dos últimos influirían en la resiliencia del ecosistema de Holbox.

Es importante complementar los estudios de dinámica poblacional con análisis ecosistémicos ya que estos permiten un control más detallado de la captura pesquera, además de que evalúan el impacto directo e indirecto en los diferentes componentes del sistema. Esto queda demostrado con las simulaciones dinámicas en *Ecosim* las cuales indicaron que la sobreexplotación de las especies de importancia pesquera afecta la biomasa del tiburón ballena. Finalmente, se requiere una evaluación detallada del impacto de la actividad turística sobre este tiburón que permita complementar los resultados del presente estudio tomando en cuenta que de acuerdo con las simulaciones dinámicas y *SRT*, el impacto sobre la biomasa de *R. typus* tiene consecuencias sobre la estructura del ecosistema de Holbox.

Conclusión

- El modelo trófico multiespecífico construido para Holbox muestra que, *R. typus* no presenta un papel relevante en la estructura de la red trófica, ni en el funcionamiento del sistema. Sin embargo, la simulación de SRT mostró que al ser impactada esta especie el sistema tardará en recuperarse de 9 a 55 años.

Los autótrofos bentónicos fueron el grupo más importante en el *MTI* y en las simulaciones *Ecosim* y en el *SRT* en términos de propagación de efectos directos e indirectos.

- Holbox es uno de los sistemas más importantes en el Caribe mexicano, por sus recursos pesqueros y turísticos. Además, aporta servicios ecosistémicos como la gran producción de nutrientes y biodiversidad alta, los cuales incrementan la complejidad de la red trófica.
- Los grupos funcionales explotados por la pesca tienen un papel funcional importante. La gestión de los recursos biológicos, debe ser apoyada por modelos ecológicos para asegurar la conservación del sistema. Las estrategias de manejo adaptativo a corto tiempo son importantes para aprovechar los recursos de manera más adecuada y mantener la estabilidad del sistema, observando los cambios que puede provocar la sobreexplotación de recursos en el ecosistema.
- Por último, es necesario destacar que para complementar esta evaluación cuantitativa del funcionamiento trófico, se requiere la construcción de modelos que permitan incluir otro tipo de interacciones ecológicas como competencia, comensalismo, mutualismo, como así también variables provenientes del sistema social tales como a los pescadores y la demanda. Basados en estos modelos, sería

posible evaluar los impactos humanos como el turismo y la presión de la demanda sobre los pescadores las cuales no corresponden a interacciones del tipo predador-presa. Esto fundaría las bases para el diseño y ejecución de un plan de manejo pesquero y de turismo que permita un aprovechamiento de los recursos de Holbox de una manera más sustentable.

Literatura citada

- Allen, K.R., 1971. Relation between production and biomass. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 28, 1573–1581.
- Alvarez-Hernandez, J. H., 2003. Trophic Model of Fringing Coral Reef in the Southern Mexican Caribbean. *J. Fish. Cen. Res.* 11(6), 227:235.
- Ardisson, P. L., May-kú, M. A., Herrera, D. M. T., Arellano, G. A., 2011. El Sistema Arrecifal Mesoamericano-México: consideraciones para su designación como Zona Marítima Especialmente Sensible. *Hidrobiológica*, 21(3), 261-280.
- Arias-González, J. E., Legendre, P., Rodríguez Zaragoza, F. A., 2008. Scaling up beta diversity on Caribbean coral reef. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 366, 28-36.
- Arias-González, J. E., Morand, S., 2006. Trophic functioning with parasites: a new insight for ecosystem analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 320, 43-53.
- Arias-González, J. E., Nuñez-Lara, E., González-Salas, C., Galzin, R., 2004. Trophic models for investigation of fishing effect on coral reef ecosystems. *Ecol. Model.* 172, 197–212.
- Arreguín-Sánchez, F., Seijo, J. C., Valero-Pacheco, E., 1993. An application of ECOPATH II to the north continental shelf ecosystem of Yucatan, Mexico, pp. 269-278. *In* V. Christensen and D. Pauly (eds.) *Trophic models of aquatic ecosystems*. ICLARM Conf. Proc. 26, 390.
- Arreola, R. J. L., 1998. Diversidad de peces de arrecife en la región de la Paz, B. C. S., México. Tesis para obtener el grado de Maestro en Ciencias con Especialidad en Manejo de Recursos Marinos. Instituto Politécnico Nacional CICIMAR, pp 83.
- Branco, S. M., 1999. Ecosistêmica. Uma Abordagem Integrada dos Problemas do Meio Ambiente. Segunda edição. Editora Edgard Blücher.
- Cárdenas, N. P., Herrera, J. S., Reyes, O., 2010. Distribución espacio-temporal de variables fisicoquímicas y biológicas en el hábitat del tiburón ballena *Rhincodon typus* (Orectolobiformes: Rhincodontidae) al norte del Caribe Mexicano. *Rev. Biol. Trop.* 58(1), 399-412.
- Christensen, V., Pauly, D., 1993. Flow characteristics of aquatic ecosystems, pp. 338-352. *In* V. Christensen & D. Pauly (eds.). *Trophic models of aquatic ecosystems*. ICLARM Conf. Proc. 26, Makati, Filipinas.
- Christensen, V., Walters, C. J., 2005. Using ecosystem modeling for fisheries management: Where are we?, CM 2005/M:19 ICES Annual Science Conference, Aberdeen, Scotlan, pp. 20-24.
- Christensen, V., Walters, C., 2004. Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. *Ecol. Model.* 172, 109-139.
- Coleman, J., 1997. Whale shark interaction management, with particular reference to Ningaloo Reef Marine Park, 1997-2007. Western Australia Wildlife Management Program No. 27.
- Coll, M. M. 2002., Construcción de un modelo de equilibrio de masas Ecopath en el ecosistema marino explotado asociado al Delta del Ebro, Mediterráneo noroccidental. Universidad Autónoma de Barcelona, Instituto de Ciencias del Mar/CSIC.
- Compagno, L. J. V., 1984. FAO Species Catalogue. Vol. 4. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Part 1 - Hexanchiformes to Lamniformes. FAO Fish. Synop. 125(4/1):1-249. Rome: FAO.

- Froese, R. and D. Pauly. Editors. 2014. FishBase. www.fishbase.org, version (02/2014).
- Compagno, L. J. V., 1998. Rhincodontidae. Whale sharks. In K.E. Carpenter and V.H. Niem (eds.) FAO identification guide for fishery purposes. The Living Marine Resources of the Western Central Pacific. FAO, Rome, pp. 163.
- Criales-Hernández, M. I., García C. B., Wolff, M., 2006. Flujos de biomasa y estructura de un ecosistema de surgencia tropical en La Guajira, Caribe colombiano. Rev. Biol. Trop. 54 (4), 1257-1282.
- de la Parra, V. R., Hunter, R., González, C. J., Tyminski, J., Remolina, J. G., Maslanka, M., Ormos, A., Weigt, L., Carlson, B., Dove, A., 2011. An Unprecedented Aggregation of Whale Sharks, *Rhincodon typus*, in Mexican Coastal waters of the Caribbean sea. PLoSONE, 6(4), 1-8.
- González-Cano, J., Ríos, V., Zetina, C., Ramírez, A., Arceo, P., Aguilar, C., Cervera, K., Bello, J., Martínez, J., de Anda, D., Coba, M. T., 2001. Langosta, pp. 631-654. En: Secretaria del Medio Ambiente y Recursos Naturales y Pesca (SEMARNAP), editor. Sustentabilidad y Pesca Responsable en México; Evaluación y Manejo, 1999-2000. Instituto Nacional de Pesca (INP). México.
- Hacohen, A. D., 2007. Ecología alimentaria del tiburón ballena (*Rhincodon typus*, Smith 1828) en la costa occidental del golfo de California, Mexico. Tesis para obtener el grado de maestría. CICIMAR-IPN. La Paz, B.C.S. pp. 57.
- Jarre-Teichman, A., Christensen, V., 1998. Comparative modelling of trophic flows in four large upwelling ecosystems vs local effects, pp. 423-443. In M.H. Durand, P. Cury, R. Medelsossohn, C. Roy, A. Bakun & D. Pauly (eds.). Global vs local changes in upwelling ecosystems. Proceedings of the First International CEOS Meeting, September 6-8, 1994, Monterrey, C.A. EEUU. ORSTOM, París, Francia.
- Kramer, P. A., Kramer, P. R., 2002. Ecoregional conservation planning for the Mesoamerican Caribbean Reef. (ed. M. McField). Washington D. C., World Wildlife Fund. Washington.
- Margalef, R., 1985. Primary production in upwelling areas. Energy, global ecology and resources. In Simp. Int. Afl. O. Afr. Inst. Inv. Pesq. 1, 225-232.
- Medina, M., Arancibia, H., Neira, S., 2007. Un modelo trófico preliminar del ecosistema pelágico del norte de Chile (18°20'S-24°00'S). Invest. Mar. 35(1), 25-38.
- Merino, I. M., 1983. Estudios ambientales del Arrecife de Puerto Morelos, Quintana Roo. Informe del proyecto de Investigación PAMOR. UACP y P-CCH. Maestría en Ciencias del Mar, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Merino, I. M., 1997. Upwelling on the Yucatan Shelf: hydrographic evidence. J. Marine Syst. 13,101-121.
- Munro, J. L., Williams, D. McB., 1985. Assessment and management of coral reef fisheries: biological environmental and socioeconomic aspects. Proc. Fourth Ins Coral Reef Symp. 4, 545-581.
- Odum, E. P., 1969. The strategy of ecosystem development: an understanding of ecological succession provides a basis for resolving man's conflict with nature. Science 164. 262-270.
- Odum, E. P., 1971. Fundamentals of Ecology. W.B. Saunders Co, Philadelphia, pp. 574.
- Olson, R. J., Waters, G. M., 2003. Un modelo del ecosistema pelágico en el océano Pacífico Oriental Tropical, Comisión Interamericana del Atún Tropical 22(3), 135-211.

- Opitz, S., 1991. Quantitative models of trophic interactions in Caribbean Coral Reefs. Dissertation for doctor degree of Mathematics and Natural Science Faculty of the University Christian-Albrechts, pp. 470.
- Ortiz, M., 2008. Mass balanced and dynamic simulations of trophic models of kelp ecosystems near the Mejillones Peninsula of northern Chile (SE Pacific): Comparative network structure and assessment of harvest strategies. *Ecol. Model.* 216, 31-46.
- Ortiz, M., 2010. *Dynamic and spatial models of kelp forest of *Macrocystis integrifolia* and *Lessonia trabeculata* (SE Pacific) for assessment harvest scenarios: short-term responses.* *Aquatic Conserv: Mar. Freshw. Ecosyst.* 20, 494-506.
- Ortiz, M., Avedaño, M., Cantillañez, M., Berrios, F., Campos, L., 2010. Trophic mass balanced models and dynamic simulations of benthic communities from La Rinconada Marine Reserve off northern Chile: network properties and multispecies harvest scenario assessments. *Aquatic Conserv: Mar. Freshw. Ecosyst.* 20, 58–73.
- Ortiz, M., Avedaño, M., Campos, L., Berrios, L., 2009. Spatial and mass balanced trophic models of La Rinconada Marine Reserve (SE Pacific coast), a protected benthic ecosystem: Management strategy assessment. *Ecol. Model.* 220, 3413–3423.
- Ortiz, M., Wolff, M., 2002. Trophic models of four benthic communities in Tongoy Bay (Chile): comparative analysis and preliminary assessment of management strategies. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 268, 205– 235.
- Pauly, D., Sambilay, V., Opitz, S., 1993. Estimates of relative food consumption by fish and invertebrate population, required for modelling the Bolinao reef ecosystem, Philippines, pp. 236-251. *In* V. Christensen & D. Pauly (eds.). *Trophic models of aquatic ecosystems.* ICLARM Conf. Proc. 26, Makati, Filipinas.
- Pauly, D., Christensen, V., 1995. Primary production required to sustain global fisheries. *Nature* 374, 255-257.
- Pauly, D., Christensen, V., Dalsgaard, J., Froese, R., Torres, Jr. F., 1998. Fishing down marine food web. *Science* 279, 860-863.
- Ramírez, M. D., Meekan, M., Parra, V. R., Remolina, S. F., Trigo, M. M., Vázquez, J. R., 2012. Patterns in composition, abundance and scarring of whale sharks *Rhincodon typus* near Holbox Island, Mexico. *J. Fish. Biol.* 80, 1401-1416.
- Ramírez, M., 1995. “Algas Marinas Bentónicas”. En: Simonetti, J., Arroyo, M. T. K., Spotorno, A., Lozada, E., (eds.), *Diversidad Biológica de Chile*, pp. 38-47.
- Randall, J. E., 1963. An analysis of the fish populations of artificial and natural reefs in the Virgin Islands. *Carib. J. Sci.* 3(1).
- Rodríguez-Zaragoza, F. A., Cupul-Magaña, A. L., Galván-Villa, C., Ríos-Jara, E., Ortiz, M., Robles-Jarero, E. G., López-Uriarte, E., Arias-González, J. E., 2011. Additive partitioning of reef fish diversity variation: a promising marine biodiversity management tool. *Int. J. Biodivers. Conserv.* 20(8), 1655-1675.
- Salas, S., Mexicano-Cíntora, G., Cabrera, M. A., 2006. ¿Hacia dónde van las pesquerías en Yucatán? *Tendencias, Retos y Perspectivas.* Cinvestav, pp. 97.
- Signoret, M., Bulit, C., Pérez, R., 1998. Patrones de distribución de clorofila *a* y producción primaria en aguas del Golfo de México y Mar Caribe. *Hidrobiológica* 8(2), 81-88.
- Stevens, J. D., 2007. Whale Shark (*Rhincodon typus*) biology and ecology: a review of the primary literature. *Fish. Res.* 84, 5-9.

- Ulanowicz, R. E., Puccia, C. J., 1990. Mixed trophic impacts in ecosystems. *Ceonoces* 5, 7-16.
- Ulanowicz, R., 1986. *Growth and Development: Ecosystems Phenomenology*. Springer, New York, USA.
- Ulanowicz, R., 1997. *Ecology, the ascendant perspective. Complexity in Ecological Systems Series*. Columbia University Press, New York.
- Walters, C., Christensen, V., 2007. Adding realism to foraging arena predictions of trophic flow. *York Academic of Science* 231, 123-138.

Apéndice A

Cuadro A1. Descripción de los grupos funcionales asignados a las diferentes especies del ecosistema de Holbox, Q. Roo, México.

Peces pelágicos grandes (GPP)	<i>Scomberomorus regalis</i> <i>scomberomorus cavalla</i> <i>euthynnus alletteratus</i>
Delfín (D)	<i>Stenella clymene</i> <i>Tursiops truncatus</i>
Aves marinas (AM)	Aves marinas
Robalo (R)	<i>Centropomus undecimalis</i>
Cazón/tiburón (CT)	<i>carcharhinus limbatus</i> <i>sphyrna tiburo</i> <i>rhizoprionodon terraenovae</i> <i>sphyrna lewini</i> <i>Negaprion brevirostris</i>
Peces piscívoros grandes (GPPis)	<i>Carangoides bartholomaei</i> <i>Caranx ruber</i> <i>Mycteroperca bonaci</i> <i>Seriola rivoliana</i> <i>Sphyrna barracudaa</i>
Pargo (P)	<i>Lutjanus analis</i> <i>Lutjanus apodus</i> <i>Lutjanus cyanopterus</i> <i>Lutjanus griseus</i> <i>Lutjanus jocu</i>
Mero (M)	<i>Epinephelus morio</i> <i>Epinephelus striatus</i>
Grandes peces carnívoros arrecifales (GPCA)	<i>Chaetodipterus faber</i> <i>Diodon holocanthus</i> <i>Diodon hystrix</i> <i>Gymnothorax moringa</i> <i>Mycteroperca microlepis</i> <i>Mycteroperca phenax</i> <i>Ginglymostoma cirratum</i>
Peces chacchi (Ch Haemulidos o roncós)	<i>Haemulon aurolineatum</i> <i>Haemulon carbonarium</i> <i>Haemulon chrysargyreum</i> <i>Haemulon flavolineatum</i> <i>Haemulon parra</i> <i>Haemulon plumierii</i> <i>Haemulon sciurus</i>
Pulpo (Pu)	<i>Octopus maya</i>
Boquinete (B)	<i>Lachnolaimus maximus</i>
<i>Rhincodon typus</i> (Rt)	<i>Rhincodon typus</i>
Peces carnívoros arrecifales pequeños (PPCA)	<i>Gramma Loreto</i> <i>Serranus tigrinus</i>
Corvina (C)	<i>Cynoscion nebulosus</i>

Cuadro A1 (Continuación). Descripción de los grupos funcionales asignados a las diferentes especies del ecosistema de Holbox, Q. Roo, México.

Peces carnívoros intermedios arrecifales 1 (PCIA1)	<i>Abudefduf saxatilis</i> <i>Acanthostracion quadricornis</i> <i>Anisotremus virginicus</i> <i>Calamus penna</i> <i>Calamus pennatula</i> <i>Cantherhines macrocerus</i> <i>Cantherhines pullus</i> <i>Cephalopholis cruentata</i> <i>Clepticus parrae</i> <i>Chaetodon ocellatus</i> <i>Chaetodon sedentarius</i> <i>Diplectrum formosum</i> <i>Gerres cinereus</i> <i>Holacanthus ciliaris</i> <i>Holacanthus bermudensis</i> <i>Holocentrus sp (rufus, adscensionis)</i> <i>Myripristis jacobus</i> <i>Pomacanthus paru</i> <i>Selene vomer</i> <i>Urobatis jamaicensis</i>
<i>Manta birostris</i> (Mb)	<i>Manta birostris</i>
Banco de peces pequeños (BPP)	<i>Jenkinsia lamprotaenia</i> <i>Atherinomorus stipes</i> <i>Anchoa hepsetus</i> <i>Anchoa lyolepis</i>
Peces carnívoros intermedios arrecifales 2 (PCIA2)	<i>Calamus bajonado</i> <i>Haemulon album</i> <i>Ocyurus chrysurus</i> <i>Pomacanthus arcuatus</i>
Langosta (L)	<i>Panulirus argus</i>
Tortugas marinas (T)	<i>Chelonia mydas</i> <i>Caretta caretta</i> <i>Eretmochelys imbricata</i>
Peces omnívoros (PO)	<i>Stegastes adustus</i> <i>Stegastes partitus</i>
Epifauna bentónica grande (GEB)	Asteroideos Holoturias Ofiuroideos Calamares
Epifauna bentónica pequeña (PEB)	Anfípodos Percebes Bivalvos Briozoos Cangrejos

Cuadro A1 (Continuación). Descripción de los grupos funcionales asignados a las diferentes especies del ecosistema de Holbox, Q. Roo, México.

	Chitones
	Gasterópodos
	Cangrejos ermitaños
	Isópodos
	Poliquetos
	Escafópodos
	Anemonas de mar
	Camarones
	Gusanos sipuncúlido
Erizos de mar (EM)	<i>Eucidaris tribuloides</i>
	<i>Tripneustes ventricosus</i>
	<i>Diadema antillarum</i>
Corales duros (CD)	Corales duros
Manatí (Tm)	<i>Trichechus manatus</i>
Esponjas (E)	Esponjas
Zooplancton (Z)	Zooplancton
Peces herbívoros pequeños-intermedios (PIPH)	<i>Acanthurus bahianus</i>
	<i>Acanthurus coeruleus</i>
	<i>Acanthurus chirurgus</i>
	<i>Aluterus schoepfii</i>
	<i>Archosargus probatocephalus</i>
	<i>Scarus coeruleus</i>
	<i>Scarus iseri</i>
	<i>Sparisoma aurofrenatum</i>
	<i>Sparisoma viride</i>
Corales blandos (CB)	Corales blandos
Grandes peces herbívoros (GPH)	<i>Kyphosus sectatrix</i>
	<i>Scarus coelestinus</i>
	<i>Scarus guacamaia</i>
	<i>Scarus vetula</i>
Autótrofos bentónicos (AB)	Macroalgas
	<i>Thalassia testudinum</i>
	<i>Syringodium</i>
Fitoplancton (F)	Fitoplancton
Algas simbióticas (AS)	Algas simbióticas
Detritus (De)	Detritus – microfauna

Cuadro A2. Fuentes de los parámetros de entrada para la construcción del modelo trófico del ecosistema marino de Holbox, Q. Roo, Caribe Mexicano.

GF	Biomasa	P/B	Q/B	Dieta
GPP	Censo en campo; Opitz, (1991)	Bustos, (2012) y calculado con datos de Opitz, (1991); Claro, (1994)	Opitz, (1991); Bustos, (2012); calculado con datos de Claro, (1994)	Opitz, (1991)
D AM	Zetina, (2004) Calculada en base a Harrison et al. (1983)	Zetina, (2004) Zetina,(2004)	Zetina, (2004) Zetina, (2004)	Zetina, (2004) Elaborada en base a Polovina,(1984)
R	Calcula por datos de SAGARPA y mortalidad por pesca obtenida de Caballero-Chávez, (2012)	Bustos, (2012)	Bustos, (2013)	Sierra et al., (1994)
CT	Arreguín-Sánchez et al., (1993) y calculado en base a SAGARPA y mortalidad por pesquera obtenida de Worm et al, (2013)	Bustos, (2012) y calculado con datos de Márquez-Farias y Castillo-Geniz,(1998)	Bustos, (2012); calculado con datos de Márquez-Farias y Castillo-Geniz,(1998)	Opitz, (1991); Cortés (1999)
GPPis	Censo en campo; Opitz, (1991) y calculado en base a SAGARPA y mortalidad por pesca obtenida de Abow y Davies, (2009)	Opitz, (1991) y calculado con datos de Cervigón et al., (1992)	Opitz, (1991); García y Duarte, (2002); calculado con datos de Opitz, (1991)	Opitz, (1991); Sierra et al., (1994); Gómez-Canchong et al., (2004)
P	Censo en campo	Opitz, (1991), Arias-González, (1998); calculado con datos de Smith, (1997); Burton, (2002)	Calculado con datos de Opitz, (1991); Smith, (1997); Burton, (2002)	Opitz, (1991)
M	Censo en campo	Calculados con datos de Cervigón et al., (1992); Humann y Deloach, (1993)	Calculado con datos de Cervigón et al., (1992); Humann y Deloach, (1993)	Randall, (1967); Opitz, (1991)
GPCA	Censo en campo	Calculados con datos de Smith, (1978); Compagno, (1984); Robins et al., (1986); Hayse, (1990); Opitz, (1991)	Calculado con datos de Smith, (1978); Compagno, (1984); Robins et al., (1986); Hayse, (1990); Opitz, (1991)	Randall, (1967); Adams (1976); Opitz, (1991); Bowman et al., (2000)
Ch	Censo en campo	Opitz, (1991); calculado con datos de Opitz, (1991)	Opitz, (1991); calculado con datos de Opitz, (1991)	Opitz, (1991)

Cuadro A2 (Continuación). Fuentes de los parámetros de entrada para la construcción del modelo trófico del ecosistema marino de Holbox, Q. Roo, Caribe Mexicano.

Pu	Calcula en base a SAGARPA y mortalidad por pesca obtenida de Arreguín-Sánchez, (2000)	Opitz, (1991)	Opitz, (1991)	Opitz, (1991)
B	Censo en campo	Calculado con datos de Opitz, (1991)	Opitz, (1991)	Opitz, (1991)
Rt	Calculada con datos de la Parra et al., (2011)	Calculada con datos de Pauly, (1997); Chen et al., (1999)	Calculada con datos de Pauly, (1997); Chen et al., (1999)	Se elaboró en base a Cortés, (1999); Heyman et al., (2001); Cárdenas-Palomo et al., (2009)
PPCA	Censo en campo	Opitz, (1991); Arias-González, (1998)	Calculado con datos de Opitz, (1991)	Randall, (1967); Opitz, (1991)
C	Calculado con datos SAGARPA y mortalidad por pesca obtenida de Aguilar-Salazar et al., (1993)	Calculado con datos de Aguilar-Salazar et al., (1993)	Calculado con datos de Aguilar-Salazar et al., (1993)	Minello et al., (1989)
PCIA1	Censo en campo	Obtenido de Opitz, (1991), Arias-González, (1998); calculado con datos de Opitz, (1991); Cervigón et al, (1992); Claro, (1994); Lieske y Myers, (1994)	Opitz, (1991); Bustos, (2012); calculado con datos de Robins y Ray, (1986); Opitz, (1991); Claro, (1994); Lieske y Myers, (1994)	Randall, (1967); Opitz, (1991); Pitts, (1991); Michael, (1993); Pattengill et al., (1997); Gómez-Canchong et al., (2004)
Mb	Calculada con datos de Hinojosa, (2009)	Calculado con datos de White et al., (2006)	Calculado con datos de White et al., (2006)	Elaborada con datos de Hinojosa, (2009)
BPP	Opitz, (1991)	Opitz, (1991)	Opitz, (1991)	Opitz, (1991)
PCIA2	Censo en campo	Opitz, (1991); calculado con datos de Opitz, (1991)	Calculados con datos de Opitz, (1991)	Opitz, (1991)
L	Calculado por pesca y censos	Opitz, (1991)	Opitz, (1991)	Opitz, (1991)
T	Se calculó en base a Márquez, (1996); Caso et al, (2005); Nielsen y Quesada, (2006).	Opitz, (1991)	Opitz, (1991)	Opitz, (1991)
PO	Censo en campo	Opitz, (1991); Arias-González, (1998)	Opitz, (1991); Claro, (1994)	Randall, (1967)
GEB	Opitz, (1991); Zetina, (2004)	Opitz, (1991); Zetina, (2004)	Opitz, (1991); Zetina, (2004)	Opitz, (1991)
PEB	Opitz, (1991)	Opitz, (1991)	Opitz, (1991)	Opitz, (1991)

Cuadro A2 (Continuación). Fuentes de los parámetros de entrada para la construcción del modelo trófico del ecosistema marino de Holbox, Q. Roo, Caribe Mexicano.

EM	Censo en campo	Opitz, (1991)	Opitz, (1991)	Opitz, (1991)
CD	Censo en campo	Opitz, (1991)	Opitz, (1991)	Opitz, (1991)
Tm	Morales y Olivera, (1997)	Castelblanco-Martínez et al., (2012)	Castelblanco-Martínez et al., (2012)	Castelblanco-Martínez et al., (2012)
E	censo en campo	Opitz, (1991)	Opitz, (1991)	Opitz, (1991)
Z	Criales-Hernández et al, (2006)	Criales-Hernández et al., (2006)	Opitz, (1991)	Opitz, (1991)
PIPH	Censo en campo	Opitz, (1991); Arias-González, (1998); Bustos, (2012); calculado con datos de Robins y Ray, (1986)	Calculado con datos de Robins y Ray, (1986); Opitz, (1991); Claro, (1994); Lieske y Myers, (1994)	Randall, (1967); Opitz, (1991); Castillo-Rivera (2007)
CB	Censo en campo	Opitz, (1991)	Opitz, (1991)	Opitz, (1991)
GPH	Censo en campo	Calculado con datos de Opitz, (1991)	Calculado con datos de Opitz, (1991)	Opitz, (1991)
AB	Censo en campo	Opitz, (1991)		
F	Arreguín-Sánchez, (2000)	Criales-Hernández et al., (2006)		
AS	Censo en campo	Opitz, (1991)		
De	Ortiz y Wolff, (2002)			

Literatura citada

- Abow, J. F. N., Davies, O. A., 2009. Aspects of *Sphyraena Barracuda* (Wallbaum, 1992) Population Dynamics from the Fresh Water Reaches of Lower Nun River, Niger Delta, Nigeria. *J. Biol. Sci.* 1 (1), 21-27.
- Adams, S. M., 1976. Feeding ecology of eelgrass fish communities. *Trans. Am. Fish. Soc.* 105(4), 514-519. Froese, R. and D. Pauly. Editors. 2014. FishBase. www.fishbase.org, version (02/2014).
- Aguilar-Salazar, F. A., Arreguín-Sánchez, F., Sánchez, J. A., Martínez-Aguilar, J. D., 1993. Mortalidad por pesca y tamaño de la población de la corvina pinta *Cynoscion nebulosus* (CUVIER) de Holbox, Quintana Roo, México. *Cienc. Mar.* 19(3), 307-319.
- Arias-González, J. E., 1998. Trophic models of protected and unprotected coral reef ecosystems in the South of the Mexican Caribbean. *J. Fish. Biol.* 53, 236-255.
- Arreguín-Sánchez, F., 2000. Octopus–red grouper interaction in the exploited ecosystem of the northern continental shelf of Yucatan, Mexico. *Ecol. Model.* 129, 119–129.
- Arreguín-Sánchez, F., Valero- Pacheco, E., Chávez, E. A., 1993. A Trophic Box Model of the Coastal Fish Communities of the Southwestern Gulf of México, pp. 197-205. *In* V. Christensen and D. Pauly (eds.) Trophic models of aquatic ecosystems. ICLARM Conf. Proc. 26, 390.
- Bowman, R. E., Stillwell, C. E., Michaels, W. L., Grosslein, M. D., 2000. Food of northwest Atlantic fishes and two common species of squid. NOAA Tech. Memo. NMFS-NE 155, 138.
- Burton, M. L., 2002. Age, growth and mortality of mutton snapper, *Lutjanus analis*, from the east coast of Florida, with a brief discussion of management implications. *Fish. Res.* 59, 31–41.
- Bustos, D. M. M., 2012. Modelación trófica del golfo de Morrosquillo: aporte para un manejo pesquero. Manuscrito de Tesis para obtener el grado de Maestro en Ciencias en Biología. Universidad Nacional de Colombia, pp. 92.
- Caballero-Chávez, V., 2012. Evaluación de la pesquería de robalo blanco *Centropomus undecimalis* en Ciudad del Carmen, Campeche. *Ciencia Pesquera* 20(2), 35-42.
- Cárdenas-Palomo, N., Herrera-Silveira, J., Reyes, O., 2009. Distribución espacio-temporal de variables fisicoquímicas y biológicas en el hábitat del tiburón ballena *Rhincodon typus* (Orectolobiformes: Rhincodontidae) al norte del Caribe Mexicano. *Rev. Biol. Trop.* 58 (1), 399-412.
- Caso, M., Pisanty, I., Ezcurra, E., 2005. Diagnóstico ambiental del Golfo de México. Instituto Nacional de Ecología (INE-SEMARNAT), pp. 627.
- Castelblanco-Martínez, D. N., Barba, E., Schmitter-Soto, J. J., Hernández-Arana, H. A., Morales Vela, B., 2012. The Trophic Role of the Endangered Caribbean Manatee *Trichechus manatus* in an Estuary with low Abundance of Seagrass. *J. Coast. Estuar.* 35:60–77.
- Castillo-Rivera, M., Zárate-Hernández, R., Salgado-Ugarte, I., 2007. Hábitos de alimento de juveniles y adultos de *Archosargus probatocephalus* (Teleostei: Sparidae) en un estuario tropical de Veracruz. *Hidrobiológica* 17 (2), 119-126.
- Cervigón, F., Cipriani, R., Fischer, W., Garibaldi, L., Hendrickx, M., Lemus, A. J., Márquez, R., Poutiers, J. M., Robaina, G., Rodríguez, B., 1992. Fichas FAO de identificación de especies para los fines de la pesca. Guía de campo de las especies

- comerciales marinas y de aguas salobres de la costa septentrional de Sur América. FAO, Rome, pp. 513. Froese, R. and D. Pauly. Editors. 2014. FishBase. www.fishbase.org, version (02/2014).
- Chen, C. T., Liu, K. W., Young, S. J., 1999. Preliminary report on Taiwan's whale shark fishery, pp. 162-167. *In* S.L. Fowler, T. Reid & F.A. Dipper (eds.) Elasmobranch biodiversity, conservation and management. Proc. Int. Seminar and Workshop in Sabah, Malaysia. IUCN, Gland, Switzerland. Froese, R. and D. Pauly. Editors. 2014. FishBase. www.fishbase.org, version (02/2014).
- Claro, R., 1994. Características generales de la ictiofauna, pp. 55-70. *In* R. Claro (ed.) Ecología de los peces marinos de Cuba. Instituto de Oceanología Academia de Ciencias de Cuba and Centro de Investigaciones de Quintana Roo.
- Compagno, L. J. V., 1984. FAO Species Catalogue. Vol. 4. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Part 1 - Hexanchiformes to Lamniformes. FAO Fish. Synop. 125(4/1):1-249. Rome: FAO. Froese, R. and D. Pauly. Editors. 2014. FishBase. www.fishbase.org, version (02/2014).
- Cortés, E., 1999. Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. ICES J. Mar. Sci. 56, 707-717.
- Criales-Hernández, M. I., García, B. C., Wolff, M., 2006. Flujos de biomasa y estructura de un ecosistema de surgencia tropical en La Guajira, Caribe colombiano. Rev. Biol. Trop. 54(4), 1257-1282.
- de la Parra, V. R., Hunter, R., González, C. J., Tyminski, J., Remolina, J. G., Maslanka, M., Ormos, A., Weigt, L., Carlson, B., Dove, A., 2011. An Unprecedented Aggregation of Whale Sharks, *Rhincodon typus*, in Mexican Coastal waters of the Caribbean sea. PLoSONE 6(4), 1-8.
- García, C. B., Duarte, L. O., 2002. Consumption to Biomass (Q/B) Ratio and Estimates of Q/B-predictor Parameters for Caribbean Fishes. Naga, The ICLARM Quarterly 25 (2).
- Gómez-Canchong, P., Manjarrés, L. M., Duarte, L. O., Altamar, J., 2004. Atlas pesquero del área norte del Mar Caribe de Colombia. Universidad del Magdalena, Santa Marta, pp. 230. Froese, R. and D. Pauly. Editors. 2014. FishBase. www.fishbase.org, version (02/2014).
- Harrison, C. S., Hida, T. S., Seki, M. P., 1983. Hawaiian seabird feeding ecology. Wildl Monogr, pp. 85.
- Hayse, J. W., 1990. Feeding habits, age, growth, and reproduction of Atlantic spadefish *Chaetodipterus faber* (Pisces: Ephippidae) in South Carolina. Fish. Bull. 88(1), 67-83. Froese, R. and D. Pauly. Editors. 2014. FishBase. www.fishbase.org, version (02/2014).
- Heyman, W. D., Graham, R. T., Kjeríve, B., Johannes, R. E., 2001. Whale sharks *Rhincodon typus* aggregate to feed on fish spawn in Belize. Mar. Ecol. Prog. Ser. 215, 275-282.
- Hinojosa, A. S. A., 2009. Ecología trófica de la Manta gigante (*Manta birostris*, Dondorff 1798) mediante el análisis de isótopos estables de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en las áreas naturales protegidas de Yum Balam e Isla Contoy, Quintana Roo. Manuscrito de Tesis para obtener el grado de Maestra en Ciencias. UNAM, pp. 68.

- Humann, P., Deloach, N., 1993. Reef fish identification. Galápagos. New World Publications, Inc., Florida, pp. 267. Froese, R. and D. Pauly. Editors. 2014. FishBase. www.fishbase.org, version (02/2014).
- Lieske, E., Myers, R., 1994. Collins Pocket Guide. Coral reef fishes. Indo-Pacific & Caribbean including the Red Sea. Haper Collins Publishers, pp. 400. Froese, R. and D. Pauly. Editors. 2014. FishBase. www.fishbase.org, version (02/2014).
- Márquez, R., 1996. Las tortugas marinas y nuestro tiempo. Fondo de cultura económica, pp. 104.
- Márquez-Farias, J. F., Castillo-Geniz, J. L., 1998. Fishery biology and demography of the Atlantic sharpnose shark, *Rhizoprionodon terraenovae*, in the southern Gulf of Mexico. *Fish. Res.* 39, 183-198.
- Michael, S. W., 1993. Reef sharks and rays of the world. A guide to their identification, behavior, and ecology. Sea Challengers, Monterey, California, pp. 107. Froese, R. and D. Pauly. Editors. 2014. FishBase. www.fishbase.org, version (02/2014).
- Minello, T. J., Zimmerman, R. J., Czapla, T. E., 1989. Habitat-related differences in diets of small fishes in Lavaca Bay, Texas, pp. 1985-1986. NOAA Tech. Memo. SEFC-NMFS-236:1-16. Froese, R. and D. Pauly. Editors. 2014. FishBase. www.fishbase.org, version (02/2014).
- Morales, B. V., Olivera, L. D. G., 1997. Distribución del manatí (*Trichechus manatus*) en la costa norte y centro- norte del estado de Quintana Roo, México. *Anales Inst. biol. Univ. Nac. Autón. México, Ser. Zool.* 68(1), 153-164.
- Nielsen, V. M., Quesada, M. A. A., 2006. Ambientes Marino Costeros de Costa Rica. Informe técnico, pp. 221.
- Opitz, S., 1991. Quantitative models of trophic interactions in Caribbean Coral Reefs. Dissertation for doctor degree of Mathematics and Natural Science Faculty of the University Christian-Albrechts, pp. 470.
- Ortiz, M., Wolff, M., 2002. Trophic models of four benthic communities in Tongoy Bay (Chile): comparative analysis and preliminary assessment of management strategies. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 268, 205– 235.
- Pattengill, C. V., Semmens, B. X., Gittings, S. R., 1997. Reef fish trophic structure at the Flower Gardens and Stetson Bank, NW Gulf of Mexico. *Proc. 8th Int. Coral Reef Sym.* 1, 1023-1028. Froese, R. and D. Pauly. Editors. 2014. FishBase. www.fishbase.org, version (02/2014).
- Pauly, D., 1997. Growth and mortality of basking shark *Cethorhinus maximus*, and their implications for whale shark *Rhincodon typus*. MS, presented at the International Seminar on Shark and Ray Biodiversity, Conservation and Management, Kota Kinabalu, Sabah, Malaysia, 7-10 July 1997. Froese, R. and D. Pauly. Editors. 2014. FishBase. www.fishbase.org, version (02/2014).
- Pitts, P. A., 1991. Comparative use of food and space by three Bahamian butterflyfishes. *Bull. Mar. Sci.* 48(3), 749-756. Froese, R. and D. Pauly. Editors. 2014. FishBase. www.fishbase.org, version (02/2014).
- Polovina, J. J., 1984. Model of a Coral Reef Ecosystem I. The ECOPATH Model And Its Application to French Frigate Shoals. *Coral Reefs* 3, 1-11.
- Randall, J. E., 1967. Food habits of reef fishes of the West Indies. *Stud. Trop. Oceanogr.* 5, 665-847.

- Robins, C. R., Ray, G. C., 1986. A field guide to Atlantic coast fishes of North America. Houghton Mifflin Company, Boston, U.S.A., pp. 354. Froese, R. and D. Pauly. Editors. 2014. FishBase. www.fishbase.org, version (02/2014).
- Sierra, L. M., Claro, R., Popova, O. A., 1994. Alimentación y relaciones tróficas, pp. 263-284. In Rodolfo Claro (ed.) *Ecología de los Peces Marinos de Cuba*. Instituto de Oceanología Academia de Ciencias de Cuba and Centro de Investigaciones de Quintana Roo, México.
- Smith, C. L., 1978. Serranidae. In W. Fischer (ed.) *FAO species identification sheets for fishery purposes. West Atlantic (Fishing Area 31)*. Vol. 4. FAO, Rome. Froese, R. and D. Pauly. Editors. 2014. FishBase. www.fishbase.org, version (02/2014).
- Smith, C. L., 1997. *National Audubon Society field guide to tropical marine fishes of the Caribbean, the Gulf of Mexico, Florida, the Bahamas, and Bermuda*. Alfred A. Knopf, Inc., New York, pp. 720. Froese, R. and D. Pauly. Editors. 2014. FishBase. www.fishbase.org, version (02/2014).
- White, W. T., Last, P. R., Stevens, J. D., Yearsley, G. K., Fahmi., Dharmadi., 2006. Economically important sharks and rays of Indonesia. [Hiu dan pari yang bernilai ekonomis penting di Indonesia]. Australian Centre for International Agricultural Research, Canberra, Australia. Froese, R. and D. Pauly. Editors. 2014. FishBase. www.fishbase.org, version (02/2014).
- Worm, B., Davis, B., Kettener, L., Ward-Paige, V. A., Chapman, D., Heithaus, M. R., Kessel, S. T., Gruber, S. H., 2013. Global catches, exploitation rates, and rebuilding options for sharks. *Mar. Policy* 40:194–204.
- Zetina, M. J. R., 2004. “Efectos de la pesca en ecosistemas inter-dependientes: Laguna de Términos y Sonda de Campeche, México”. Manuscrito de Tesis para obtener el grado de Doctor en Ciencias Marinas. Instituto Politécnico Nacional CICIMAR, pp. 111.

Cuadro A3. Matriz de dietas para el modelo del sistema de Holbox, Quintana Roo.

Presa\predador	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
(1)GPP	0.0546	0.1545	0.02		0.0176	0.0088						
(2)D					0.0001							
(3)AM					0.001							
(4)R			0.0136									
(5)CT									0.01915			
(6)GPPis	0.0433	0.2332	0.1		0.0345	0.0008			0.00283			
(7)P	0.35				0.0117			0.1133				
(8)M		0.0087						0.001	0.001			
(9)GPCA			0.0136			0.0009	0.0656					
(10)Ch	0.0614		0.0136		0.0264	0.101	0.0051	0.0008	0.03953			
(11)Pu	0.001				0.0301	0.0004	0.001	0.0008	0.001	0.001	0.01	
(12)B	0.0041		0.0136					0.0002				
(13)Rt												
(14)PPCA			0.0136		0.001		0.0001	0.0009	0.0001			
(15)C			0.0136									
(16)PCIA1	0.0476	0.0875	0.0136	0.903	0.0055		0.0689	0.0017	0.08952			
(17)Mb												
(18)BPP	0.2449	0.1254	0.68		0.401	0.0283	0.1409	0.0016	0.01909			
(19)PCIA2	0.0214		0.0136			0.563	0.0055	0.0005				
(20)L							0.0137	0.0011	0.01			
(21)T					0.001			0.001				
(22)PO			0.0136				0.0001	0.0005	0.001			
(23)GEB		0.1516			0.2123	0.0019	0.0138	0.0008	0.08032	0.0649		
(24)PEB	0.1716	0.2391		0.097	0.2036	0.0102	0.51	0.8291	0.52025	0.8496	0.99	0.954
(25)EM									0.01	0.0685		0.046
(26)CD									0.00018			
(27)Tm												
(28)E									0.00098			
(29)Z			0.05			0.0033	0.0491		0.07043	0.0161		
(30)PIPH			0.0136		0.0034	0.2724	0.0997	0.0465	0.04			
(31)CB									7.52E-05			
(32)GPH			0.0136			0.009	0.0267					
(33)AB									0.09454			
(34)F												
(35)AS												
(36)De					0.0507							

Cuadro A3 (Continuación). Matriz de dietas para el modelo del sistema de Holbox, Quintana Roo.

P/p	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
1	0.0685											
2												
3												
4												
5												
6												
7	0.0165											
8												
9					0.02							
10				0.04058	0.07		0.01					
11				1.42E-06								3.47E-05
12	0.01											
13												
14												
15												
16				0.00486	0.03							
17												
18	0.1371			4.72E-05		0.004	0.0091					
19				0.00046	0.01		0.0017					
20												
21									0.0625			0.00023
22												
23	0.1472			0.08252			0.0036		0.0208		0.0649	0.00014
24		0.533	0.519	0.59353		0.0209	0.3147	0.6842	0.1104	0.2595	0.1194	0.03935
25				0.00205			0.0082		0.0208		0.0071	1.88E-05
26				0.001			0.001		0.04	0.0072	0.0018	0.0001
27												
28				0.01			0.01		0.3542		0.0026	0.001
29	0.3807	0.467	0.481	0.1652	0.74	0.9689	0.0797			0.1407	0.1394	0.00291
30					0.02		0.145					
31				0.00113			0.0058				0.0036	0.08405
32							0.1433					
33				0.04937			0.2679	0.3158	0.3913	0.3045	0.0786	0.21438
34	0.24				0.11	0.0028					0.0109	0.24975
35												
36				0.04925		0.0034				0.2881	0.5718	0.40804

Cuadro A3 (Continuación). Matriz de dietas para el modelo del sistema de Holbox, Quintana Roo.

P/p	25	26	27	28	29	30	31	32
1								
2								
3								
4								
5								
6								
7								
8								
9								
10								
11								
12								
13								
14								
15								
16								
17								
18								
19								
20								
21								
22								
23	0.03							
24	0.01					0.01405		0.00019
25	0.01							0.000024
26	0.0001					0.00062		0.00056
27								
28	0.05					7.23E-05		0.00049
29		0.1				0.00456	0.01	
30								
31						8.23E-05		0.00032
32								
33	0.8999		1			0.60593		0.99837
34					0.2	0.08164		
35		0.65						
36		0.25		1	0.8	0.29305	0.99	0.000048

